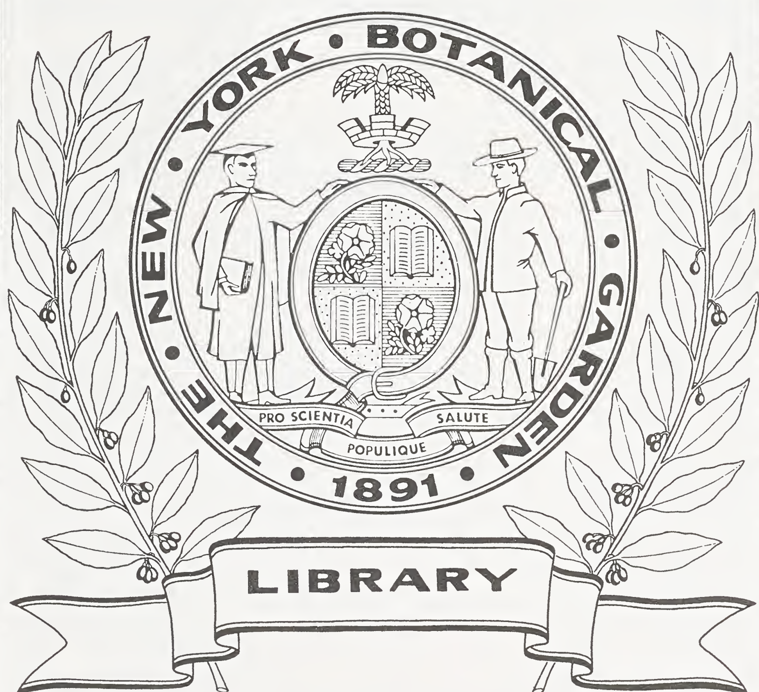
QL18
.A1
W3


THE NEW YORK • BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA
POPULIQUE
SALUTE
1891
LIBRARY

Über

die Prothallien und die Keimpflanzen

mehrerer europäischer Lycopodien,

und zwar über die von

Lycopodium clavatum, L. annotinum, L. complanatum und L. Selago.

Von

Professor Dr. **H. Bruchmann** in Gotha.

Mit sieben lithographierten Tafeln.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN



Gotha.
Friedrich Andreas Perthes.
1898.

QL18
.A1
W3

Inhaltsverzeichnis.

Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien.

Schon vor mehr als hundert Jahren forschte man nach den Keimpflanzen der Lycopodien im Freien oder versuchte doch, deren staubfeine Sporen behufs Erzeugung solcher Pflänzchen zum Keimen zu veranlassen. So liest man, dafs im Jahre 1792 John Lindsay, ein englischer Wundarzt in Jamaika, das „Mehl“ der exotischen Art Lycopodium cernuum glücklich zum Keimen gebracht habe [1]). Aber meistens waren es unsere europäischen Arten, denen die Forscher immer wieder in dieser Hinsicht die gröfste Aufmerksamkeit zuwandten, obgleich alle derartigen Versuche fehlschlugen. So glaubte auch Smith 1779 [2]) schon die aus Sporen in einem Garten gewonnenen Keimpflanzen von Lycopodium Selago gesehen zu haben, wobei es sich aber gewifs nur um die aus Brutknospen entstandenen jungen Pflänzchen dieser Art handelte. Wildenow [3]), ferner Kaulfufs, Spring u. a. m. bemühten sich vergeblich um die Keimung der Lycopodium-Sporen. Auch Hofmeister [4]) findet die Fortpflan-

---

1) Transact. of the Linn. soc. vol. II, 1794.
2) Usteri Ann. Stück 20 S. 55—57.
3) Spec. plants Tom. V p. VIII 1810.
4) Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen 1851 p. 126.

plarer, der have havt et saa gunstigt Resultat, at vi nu ikke blot eje flere af selvavlede Frø tiltrukne Exemplarer, men ogsaa have kunnet uddele Frø til mange andre Haver. Denne Skat have vore Botanikere hidtil ikke benyttet tilstrækkelig, og, som jeg haaber at vise i det følgende, er det dog ingenlunde ubetydelige Resultater, som en Undersøgelse af det foreliggende Materiale vil kunne give. Er der end Lakuner i mine Undersøgelser, haaber jeg senere at kunne faa dem udfyldte; men det allerede vundne forekommer mig dog at have saa megen Interesse, at det fortjener en Offentliggjørelse.

I 1873 publicerede jeg (i Hansteins botanische Abhandlungen, 23) en omfattende Undersøgelse over Støvdragernes Udvikling; den førte mig ind paa Spørgsmaalet om Ægget og om Homologierne mellem Æg og Støvsæk, og jeg offentliggjorde som de første Resultater af disse Undersøgelser en Notits i Botan. Zeitung 1874. De ere senere med Afbrydelse blevne fortsatte, men endnu ikke offentliggjorte undtagen i en Universitetsforelæsning, som jeg holdt i Vinteren 1875—76. Det maatte herved være mig af en særlig Interesse at faa Cycadeernes Æg undersøgte, navnlig fordi det er fra deres Slægtninge, Conifererne, at de fleste Støtter endnu hentes for Æggets Knopnatur, og fordi der jo overhovedet endnu gives enkelte Botanikere, som ere i Vildrede med Hensyn til Gymnospermernes Æg, om disse virkelig ere nøgne Æg eller de ere omsluttede af Frugtblade. Derved kom jeg ind paa Undersøgelsen af Cycadeerne. Det viste sig, at der var andre ukjendte Forhold at opklare end netop Ægdannelsen, og jeg har derfor foretrukket at publicere disse Undersøgelser for sig, men opsætte Publikationen af Ægdannelsen hos de højere Blomsterplanter til en følgende Meddelelse. —

De efterfølgende Undersøgelser ere anstillede især paa to Arter af *Ceratozamia*, *longifolia* Miq. og *robusta* Miq. (i vor botan. Have benævnede henholdsvis *robusta* Miq. og *brevifrons* Miq.), der dog staa hinanden overmaade nær og med Lethed

Nachdem es nun Treub [1]) möglich geworden ist, ausführliche Untersuchungen über die mannigfachen Formen der geschlechtlichen Generation mehrerer tropischer Lycopodien bekannt zu geben, erscheint es um so bedauerlicher, dafs die vielen Bemühungen um die Erforschung der gleichen Pflanzenform unserer einheimischen Arten bisher noch so wenig mit Erfolg gekrönt wurden.

Seit einer Reihe von Jahren habe auch ich dieser Pflanzenform mit grofsem Fleifse nachgespürt und vermag nun endlich durch diese Arbeit zu bekunden, dafs auch die hier in Frage kommenden Arten unserer einheimischen Flora eine proembryonale Form erzeugen und dieselbe zur Behauptung ihrer Existenz nicht entbehren können.

Vorkommen der Keimpflanzen und Prothallien von Lycopodium clavatum, L. annotinum und L. complanatum.

Die Flora des Thüringer Waldes, in die ich öfter Einblicke zu thun Gelegenheit habe, enthält die Arten: Lycopodium annotinum, L. clavatum, L. complanatum und L. Selago, die alle über das ganze Waldgebirge verbreitet sind. Es lag zunächst nahe, die geschlechtlichen Formen dieser Pflanzen an günstigen Standorten der sporentragenden Pflanzenformen aufzusuchen. Ich fand z. B. Standorte von Lyc. annotinum, an denen diese Pflanze grofse Flächen des Waldbodens dicht überzieht und jährlich im Spätherbst viele Tausende von Ähren zur Reife bringt, so z. B. am „Kammerbach“ und im „Buch“ bei Oberhof, am „gelben Weg“ beim Inselsberg; aber Keimpflanzen und Prothallien waren hier nicht zu entdecken. Dagegen fand ich Keimpflanzen meist an solchen Stellen, in deren Nähe keine alten Pflanzen zu erblicken waren. Im Laufe der letzten sechs Jahre ist es mir gelungen, eine grofse Anzahl von Keimpflanzen der vier oben genannten Lycopodium-Arten an verschiedenen Stellen des Thüringer-Waldgebirges sowie im Harze aufzufinden. Solche Pflänzchen zeigen immer durch die charakteristische, meist kugelige Bil-

---

1) Treub, Études sur Lycopodiacées.
Annales du jard. bot. de Buitenzorg.
1) Le prothalle du Lycopodium cernuum L 1884. Vol. IV. p. 107.
2) Le prothalle du Lycopodium Phlegmaria L 1886. Vol. V, p. 87.
3) Le prothalle du Lycopodium salakense Treub 1888. Vol. VII, p. 141.
4) L'embryon et la plantula du Lycopodium cernuum L 1889. Vol. VIII, p. 1.

Slægter, der ligne Bregnerne, Equisetaceerne og til Dels Lycopodiaceerne, og de ville da i dette Punkt fjerne sig fra Conifererne. Jeg kan besvare det for *Ceratozamias* Vedkommende, men rimeligvis vil det samme Svar kunne gives om alle de andre: Blomsten er terminal (eller dannet ved Dichotomi?), og Forgreningen efter Blomstringen er sympodial.

Jeg har kunnet undersøge et Exemplar af *Ceratozamia longifolia* Miq. (Han), som var 25 Aar gammel, og hvis omtrent kuglerunde Stamme havde en Højde og Tværsnit af 15—18 Cm.; den var opvoxet af selvavlede Frø her i Haven. Bladstillingen var, om jeg ikke fejler, $^{21}/_{55}$. Gaaende ud fra et af de ældre (altsaa ikke det nederste), temmelig ødelagte Blade fandt jeg følgende Rækkefølge: Blad 3, 5, 8, 11 og 12, 14 og 15, 18 og 19, 24 og 25, 33, 34, 35 og 36, samt 43, 44 og 45 vare Løvblade; Blad 45 var det øverste udviklede Løvblad, som Planten havde. Alle de andre Blade mellem de nævnte Løvblade vare Nedreblade; det viser sig altsaa, at i Plantens yngre Dage er de Sæt af Nedreblade og Løvblade, der vexelvis komme til Udvikling, mindre talrige; med voxende Alder blive de rigere. Efter det 45de Blad fulgte endnu 9 Nedreblade; paa Tav. IV Fig. 21 vil man finde de 8 øverste af dem afbildede i deres naturlige Størrelse (Tværsnit) og gjensidige Stillingsforhold. Man vil se, at de ere stillede i en højre Skruelinie, og dernæst er det værd at lægge Mærke til, at de tage af i Størrelse, indtil det 54de (*h*), der er det mindste af dem alle; de sidste maa betragtes som en Slags Brakteer, der gaa forud for den terminale Blomst, hvis Rester sees i *fl* sammentrykkede mellem Blad *f* og den til Udvikling kommende Sideknop. Beviserne for, at Blomsten er terminal, hentes navnlig fra, at Skruelinien efter det 54de Blad (*h*) slaar om fra højre til venstre; den sidste viste sig tydelig nok ved alle de henved 20 Blade, der vare anlagte efter Blomsten; dernæst viste Divergensvinkelen mellem Blad *h*, det sidste neden for Blomsten staaende Blad paa den gamle Axe, og Blad *a*, det første paa den nye, sig forskjellig fra de

Arten: Lycopodium clavatum, L. annotinum und L. complanatum, welche auch endlich gestatteten, diese so viel gesuchten Pflanzengebilde nun zur näheren Kenntnis zu bringen.

Die also so lange vergeblich gesuchten Prothallien, namentlich der 3 genannten Arten kommen somit nicht selten, sondern stellenweise sogar häufig vor, und solche Stellen traf ich an verschiedenen Orten des Waldgebietes namentlich in jungen Pflanzungen an. In einer Tiefe von $^1/_2$ bis zu 10 cm, auch darüber, selten tiefer fanden sie sich im Waldboden eingebettet, in humusreichem Boden in gröfserer Anzahl und üppigerer Entwickelung, als in dürftigerem, durch und durch sandigem Boden. Ich grub an günstigen Stellen, welche mir kleine, über die Erdoberfläche getretene Keimpflanzen verrieten, Erdballen heraus und zerpflückte dann mit der Pincette das oft durch Wurzeln aller Art verfilzte Bodenstück und erbeutete manchmal in einem Kubikdecimeter Erde gegen zehn und mehr Prothallien mit und ohne Keimpflanzen in den schon angegebenen Tiefen des Bodens. So gewann ich zu den verschiedenen Jahreszeiten im Laufe mehrerer Jahre bis über 500 Prothallien jeder Art (L. Selago ausgenommen), ohne solche Fundstätten, namentlich für Prothallien von L. clavatum und L. annotinum, ganz zu erschöpfen.

Deutung der Fundorte.

Man wird nun fragen, wie gelangten die diese Prothallien erzeugenden Sporen an solche Orte und in solche Bodentiefe?

Es wird zuzugeben sein, dafs der Waldboden nach dem „Abtrieb" des Waldes, namentlich aber nach der Ausrodung der Baumstümpfe grofse Aufnahmefähigkeit für anfliegende Sporen und Samen hat. Die staubfeinen Sporen aller Lycopodium-Arten besitzen die Eigenschaft, vom Winde leicht bewegt zu werden; allein wegen ihrer sehr geringen Gröfse und Schwere bleiben sie auch leicht an den Waldpflanzen hängen, ein Umstand, der ihre Fortbewegung durch den Wind erschwert. Haften sie einmal an einem Körper, so vermag selbst eine starke Luftbewegung sie nicht abzutreiben. Man kann sich davon überzeugen, wenn man den Finger oder einen anderen Gegenstand in eine Sporenmenge dieser Arten (nämlich L. clavatum, L. annotinum, L. complanatum und L. alpinum) steckt und darauf die anhaftenden Sporen aufzublasen versucht.

blade udprægede Blade paa Sideknoppen (omtrent det 15de—17de) først vilde have udfoldet sig i 1879. I alt Fald er det tydeligt, at Bladene bruge en mærkelig lang Tid til deres Udvikling, hvori de stemme navnlig med Ophioglosseernes; om *Botrychiums* Blad er det bekjendt, at det bruger 4 Aar fra sin Fødsel, til det bliver fuldt udviklet.*)

(Om Stængelspidsens Bygning, Løvbladenes Anlæggelse, Bladfølgen paa Kimplanter m. m., se senere hen).

Æggets Anlæggelse.

Æggets allerførste Udviklingstrin har jeg desværre ikke kunnet undersøge endnu. Det mindste *Ceratozamia*-Æg, som jeg har set, er 1 Mm. langt, men paa dette Stadium ere Nucleus og Integumentet allerede anlagte. Miquel angiver (19, S. 368), at «le nucelle des Cycadées ne se forme pas avant le tegument, mais en même temps que lui; je n'ai pas observé toutefois ses premiers débuts». Karsten skriver det samme om *Zamia*, men jeg finder ikke hos Nogen Bevis for, at de virkelig vide dette med Sikkerhed.

Ved Kjærnespidsen forstaar jeg den oven for Integumentet liggende Del af Ægget; den er hos *Ceratozamia* slank kegleformet (Fig. 1—5 Tav. II) og rager højt op i Micropyle; den har en tydelig begrænset Epidermis, hvis Celler ere højest paa Spidsen af den, og et indre Væv, hvis Celler ere nogenlunde regelmæssig ordnede i lodrette Rækker; heraf bliver det sandsynligt, at Kjærnespidsen dannes ved fortrinsvis tangentiale Delinger i Cellerne lige under Epidermis paa et oprindeligt, omtrent kuglerundt Æganlæg.

Der er hos ingen Cycadé mere end 1 Integument; de modsatte Angivelser (f. Ex. de Bary 10, S. 580) eller Formodninger (f. Ex. Brongniart, 2, Ann. d. sc. S. 240) bero

*) I en Artikel i Dansk Ugeskrift, 2den R., Nr. 184 «*Cycas circinalis* i Blomst i den botaniske Have i Kjøbenhavn», angiver Schouw, at den har udviklet nye Blade hvert andet Aar.

Wie sie aber bei solcher Beweglichkeit auch in der Bodentiefe Bestattung erlangen können, sollen Versuche erläutern.

Tröpfelt man Wasser auf eine mit Sporen schwach bepuderte Erdfläche, so verschwinden diese an der Stelle, an welcher die Tropfen aufschlagen, und die Beobachtung mit der Lupe zeigt, dafs der Wassertropfen die Adhäsion der Sporen zur Erde aufhebt und sie mit in die Zwischenräume derselben, in welche er verschwindet, davonführt. Man findet dann die Sporen je nach der Porosität des Bodens schon von einem Tropfen mehrere Millimeter tief in die Erde abwärtsgeführt. Ein zweiter Tropfen, der dieselbe Stelle trifft, schlägt sie tiefer u. s. f. Es ist also die Lufthülle der Spore nicht nur ein geeignetes Flieg- und Schwimm-, also Verbreitungs-, sondern auch ein Bestattungsmittel, und dafs diese Bestattung der Sporen mit Hilfe des Regens bis zu den oben bezeichneten Tiefen der Prothallienfunde führen kann, mögen folgende Versuche erläutern.

In abgestumpfte konische Blechgefäfse (Siebe), welche an ihrer unteren, kleineren Fläche mit einem feinen Drahtnetz versehen waren, brachte ich solche Waldbodenarten, in welchen ich Prothallien gefunden hatte, von lockerer oder fester Form 2, 4, 6 und 8 cm hoch. Diese steckte ich auf Bechergläser und sicherte die Verbindungsstellen. Besonders feste Bodenarten, die mit Moos überzogen waren, legte ich in Schollen von 6 und 8 cm Dicke auf scharfrandige Bechergläser, die behufs eines guten Verschlusses in die Scholle eingedrückt wurden. Diese Vorrichtungen setzte ich, nachdem die Erdoberflächen derselben mit Sporen bepudert waren, dem Regen aus (wozu der Frühjahrsregen 1896 gute Gelegenheit bot), bis das durchgesickerte Wasser eine Höhe von etwa 3 bis 5 cm in den Glasgefäfsen erreichte. Es zeigte sich nun, dafs auf dem durchgesickerten Wasser keine Sporen schwammen, diese vielmehr in den meisten Gefäfsen auf dem Grunde lagen; sie waren benetzbar geworden, da sie auf ihrem Wege durch den Boden die Lufthülle abgestreift hatten. Solche Unbenetzbarkeit verlieren sie schon, wenn sie eine einfache Schicht des gewöhnlichen Filtrierpapiers durchschlagen. Die durchgeschlemmte Sporenmenge war aber in allen Fällen gering und ein verschwindend kleiner Teil der den Erdoberflächen dargebotenen Menge; sie hängt von der Dichte und Tiefe der durchdrungenen Bodenart ab. Die 6 und 8 cm dicken, besonders festen Erdschollen mit

glossum ere indsænkede i Bladvævet paa samme Maade som efter min Opfattelse Sporehuset ɔ: Æggets Kjærne hos Cycadeerne i en Bladflig (men i andre Henseender nærme Cycadeerne sig mere andre Grupper af Karkryptogamerne som Rhizocarpeerne og en Del af Lycopodiaceerne f. Ex. ved Adskillelsen af mandlige og kvindelige Sporer — Støvkorn og Kimsæk). Der er mellem Gymnospermer og Angiospermer en Forskjel i Æggets Bygning, som man vel tildels kjender, men som i alt Fald ikke forekommer mig at være vurderet paa rette Maade, den samme Forskjel nemlig, som mellem de Filicineer, der have Sporehusene nedsænkede i Bladet og de, der have dem frit fremragende over dette. Hos omtrent alle Angiospermer, som jeg hidtil har undersøgt, og deres Tal er ret betydeligt, finder jeg nemlig, at Ægkjærnen opstaar som en Nydannelse paa Frugtbladet (eller rettere en Flig af dette) og rager frit op over dette, saa at Kimsækken altid ligger helt oven for Integumentets Befæstningssted (eller kun en lille Kjende neden for dette med sin Basis). Men hos Gymnospermerne opstaar Kimsækken altid enten i Højde med Integumentets Grund eller ligger lavere end denne; derfor betragtede Richard Ægget hos Cycadeerne som «et halvt undersædigt» Ovarium, og hos de forskjellige andre Forfattere findes Udtalelser, som tilkjendegive, at de ogsaa have bemærket dette Forhold; Miquel siger saaledes (19, S. 369): «le nucelle est soudé avec le tegument dans les $^{2}/_{3}$ de sa hauteur»; se ogsaa Al. Braun (13, S. 357), De Bary (10, Tab. VIII, Fig. 7), Gris (8, S. 12), Oudemans (Archives Neerland, II, 1867, t. III) o. a. Hvis denne Opfattelse, der gaar ud fra, at Ægkjærnen ɔ: Kimsækken med de den nærmest omgivende Celler, dens Væg, er homolog hos Gymnospermer og Angiospermer, hvorom der vel ingen Tvivl kan herske, og i lige Maade, at Integumenterne hos dem begge ere homologe, hvilket er sandsynligst, — er rigtig, faa vi altsaa her et Lighedspunkt mellem Cycadeerne og Ophioglosseerne, der

Diese Annahme wird zur Gewifsheit, wenn man sich erinnert, dafs oft in weitem Umkreise solcher Fundstellen der Prothallien keine sporentragenden Pflanzen gleicher Art zu finden waren, ferner dafs Keimpflanzen und Prothallien meist nicht vereinzelt, sondern stellenweise dicht bei einander vorkamen und auch meist in gewissem Altersverhältnis zur Aufforstung stehen, nämlich in derselben Pflanzung meist nur mit einem Jahrgange vertreten sind. Ferner fand ich in Pflanzungen Keimpflanzen (auch Prothallien) von Lycopodium dann immer, wenn sie auf solchen Waldstellen angelegt waren, wo sporentragende Pflanzen dieser Arten durch die Aufforstung ihre Vernichtung gefunden hatten.

Wir dürfen neben der natürlichen Einbettung von Lycopodium-Sporen (durch Regen) auch auf die durch Waldarbeiter rechnen, und wie mir scheint, ist die letztere in unseren Waldungen die ergiebigere, wenigstens glaube ich ihr die meisten Funde von Prothallien zu verdanken.

Unsere Lycopodien sind nur kümmerliche Formen bedeutungsvoller, alter Geschlechter, deren Sporen in den Urwäldern gewifs leicht in dem lockeren, humosen Boden eindrangen oder durch herabstürzende vermoderte Holzstämme gute Bestattung fanden und auch auf der Bodenoberfläche selbst sich günstig entwickeln konnten. Denn meiner Ansicht nach dürften die Formen namentlich der Prothallien von L. clavatum und L. annotinum dafür sprechen, dafs sie mehr für ein Wachstum auf der Erde als in derselben geschaffen sind, aber für letzteres zur Zeit nur selten günstige Bedingungen vorfinden [1]).

Halten wir bei den Prothallienfunden in Fichtenpflanzungen an einer künstlichen Einbettung der Sporen fest, so gestatten solche Funde auch, die Entwicklungsdauer dieser Pflanzenformen annähernd zu ermitteln, welche mit der Zeit der Einbettung der Sporen (die,

1) Unter den vielen Prothallien, die ich von L. clavatum fand, traf ich nur zwei auf der Erdoberfläche ausgebildete Exemplare ohne Keimpflanzen, und zwar unter dem Schutze der Äste einer kleinen Fichte in feuchtem, jungem Moosrasen an. Die an demselben Fundorte zugleich unterirdisch entwickelten Prothallien derselben Art übertrafen die ersteren an Gröfse und hatten auch Keimpflanzen erzeugt. Mein erster, 1884 gemachter Prothallienfund von L. annotinum bestand aus drei in einem schattigen Waldwege am Boden eines dichten und feuchten, etwa 10 cm hohen Moosrasens ausgebildeten Formen. Alle weiteren Funde dieser Art betrafen unterirdisch entwickelte Prothallien.

Steder; skulde de derved dannede Lappe eller Flige antyde selvstændige «Primordier», maatte vi i ét Tilfælde have 2, i et andet 3 eller 4 o. s. v., og Størrelsen af dem vilde være overordentlig variabel. Celleordningen om Mikropyles Munding tyder ogsaa snarest paa en mere eller mindre tilfældig Indskæring af en i det væsentlige ringformet, eller noget elliptisk, ens høj Valk.

Brongniarts «chambre pollinique»; Bestøvningen.

For omtrent 3 Aar siden foretog Brongniart en Undersøgelse af fossile Plantelevninger i Kulformationen ved St. Etienne (2, 3). Han fandt her Frø af saa mange og saa forskjellige Cycadeer, at han henførte dem til 24 Arter fordelte paa 17 Slægter. Hos nogle af dem fandt han «une structure toute particulière dont on n'a pas signalé d'exemple parmi les végétaux vivants», og dette bestod navnlig i Tilstedeværelsen af «en Hulhed eller stor Lakune» i Spidsen af Nucleus, «qui paraît circonscrite par un tissu cellulaire lâche et très délicat». I denne Hulhed fandtes Støvkorn; den var aabenbart et Rum, hvori disse opbevaredes efter Bestøvningen, og hvor de maatte ligge og udvikle deres Støvrør. Han vendte sig derpaa til Undersøgelsen af de levende, og paa *Ceratozamia Mexicana* Brongn. og *C. Ghiesbreghtii* samt *Zamia furfuracea*, der blomstrede i Jardin des plantes, gjenfandtes den samme Hulhed, som han gav Navn af Pollenkammer, «Chambre pollinique» (3, S. 305).

Dette er nu ganske vist ikke saa ubekjendt som Brongniart synes at tro, men han er den første, der opfattede dets rigtige Betydning. Det findes afbildet hos Richard, 1, Pl. 28, fig. E (*Zamia integrifolia*), og i Martius og Eichlers Flora Brasiliensis, vol. IV, I, tab. 109, Fig. 10 (*Zamia Pöppigiana*); De Bary har ligeledes set det og afbildet det (10, S. 580, Tab. VIII, Fig. 7), men det forledte ham til Antagelsen af to Integumenter, idet Randene af denne Hule blev hans indre Integument, og hvad han tyder som en ganske lille Nucleusspids er aabenbart et i Bunden af Pollenkamret fremragende Parti af

vorgenommen war, so kam die Einbettung der Sporen des letzten Jahrganges nicht in Frage. Im Jahre 1897 waren die Prothallien von L. clavatum in dieser Pflanzung sehr selten anzutreffen, und 1898 fanden sich nur noch abgestorbene Reste derselben vor, ihre Daseinszeit war beendet und die Neubesiedelung durch Keimpflanzen gesichert. Dagegen gute Prothallien von L. annotinum und L. complanatum traf ich hier noch an; sie halten sich somit länger als die der ersten Art, was auch andere Fundorte bestätigten.

Da nun bei der Zufüllung der Stumpflöcher nach der Rodung auch die Sporen der Lycopodien in gröfsere Tiefe gelangen können, als wo sich die Prothallien im Boden wirklich vorfanden, so scheinen die Sporen in Bodentiefen von über 10 cm nicht mehr keimfähig zu sein. Bei L. Selago, worüber das Nähere später gebracht werden soll, dürfte die Keimfähigkeit schon mit 2 cm Tiefe ihre Grenze erreichen.

Über alle diese hier berührten Fragen aber werden die direkten Keimversuche mit Lycopodien-Sporen die beste Auskunft bringen können, und diese dürften, wenn auch nicht so leicht wie bei den exotischen Formen, dennoch einmal gelingen.

Notiz über Lycopodium alpinum.

Von Lycopodium alpinum fand ich bis dahin nur einzelne Keimpflanzen, auch ein Prothalliumfragment und zwar im Thüringer Walde unweit Oberhofs. Dies erscheint deswegen auffallend, da diese Lycopodium-Art bisher im Thüringer Walde noch nicht gefunden war. Dennoch aber kommt sie hier vor. Ich entdeckte diese Pflanze bis jetzt an drei Stellen der weiteren Umgebung Oberhofs; an zwei derselben entwickelte sie Ähren. Herr Prof. Dr. P. Ascherson, dem ich ein frisches Exemplar von einer dieser Fundstellen einsandte, hatte die Güte, mir meine Bestimmung dieser Art unter dem 5. Oktober 1897 als unzweifelhaft richtig zu bestätigen. Sicher werden noch andere hochgelegene Stellen dieses Waldgebirges diese Pflanze aufweisen. Auffallend wäre es, wenn sie dem Thüringer Walde fehlen sollte, da doch benachbarte Gebirge, sogar die niedrigere Rhön, sie besitzen.

Auf dem Harze, wo ich im Sommer 1894 an den Standorten von L. alpinum nach deren Prothallien suchte, fand ich nur eine Keimpflanze der Art, während ich von den übrigen drei grofsen For-

Del udvider det sig mere, og her kan endog omtrent i Nuclei Midte dannes en større Hule. Hos *Zamia Leyboldi* har jeg flere Gange set Pollenkamret naa helt ned til Kimsækken, men dette er dog ikke hyppigt; i Regelen forbinder et Slags «ledende Cellevæv», som omtalt (se ogsaa Miquel, 19, S. 372) Pollenkamrets Bund med Kimsækkens øvre Ende (Tav. III, 32).

Naar Bestøvningen foregaar, vil dette Pollenkammer fyldes med Støv. Hos *Cycas* holde Frugtbladene sig tæt sluttede lige til Bestøvningsmomentet, da de bredes ud for saa at beholde denne udbredte Stilling; hos *Zamia* og *Ceratozamia* ere de ligeledes tæt sluttede før Bestøvningen; naar denne kan gaa for sig, fjernes Frugtbladene fra hverandre, men lukke sig efter nogle Dages (7—10) Forløb tæt sammen igjen, enten Bestøvningen har fundet Sted eller ikke (jvfr. Karsten, 7, S. 207). Bestøvningen finder hos *Zamia muricata* efter Karsten (7, S. 207) Sted ved et lille Insekt; jeg maa tilstaa, at det efter Støvets Beskaffenhed forekommer mig langt sandsynligere, at Vindbestøvning er Regelen; herfor taler fremdeles Blomsternes uanselige Farve, Mangel paa Lugt og Nektarier, samt Analogien med Conifererne. Det er meget let kunstigt at udføre Bestøvningen ved at blæse Støv ind mellem Frugtbladene i den Tid, da de staa adskilte. I Bestøvningstiden (Blomstringen maa det vel kaldes) udskilles en klæbrig Draabe paa Æggets Spidse, lige som hos de øvrige Gymnospermer efter Delpinos og Strasburgers Iagttagelse; den opfanger Støvkornene, og det maa være ved dens Indtørring, at de trækkes gjennem Mikropyle ned i Pollenkamret. I dette har ogsaa jeg hos *Cycas* og *Ceratozamia* fundet Mængder af Pollenkorn, for den sidstes Vedkommende endog i modne Frø i den indtørrede Nucleus-Spidse. De synes at kunne ligge der meget længe uforandrede; jeg fandt saaledes Støvkorn i Pollenkamret af *Cycas circinalis* den 31. Okt., og 4 Maaneder efter, i Begyndelsen af Marts fandtes de uforandrede i et andet Æg af samme Blomst, fyldende Pollenkamret fra øverst til nederst, uden at der var Spor til Støv-

Das meist schiefe Spitzchen des Prothalliums (in allen Figuren mit S bezeichnet), welches selbst an den gröfsten Prothallien auf deren vegetativen Fläche stets deutlich hervortritt, stellt den Ausgangspunkt desselben aus der Spore, also den ältesten Teil des Prothalliums dar.

In dieser jugendlichen Form hat das Prothallium weifsliche Farbe, ist auf seiner vegetativen Seite dicht mit langen Wurzelhaaren besetzt und ähnelt den bereits bekannten Formen von L. cernuum, und L. inundatum, mit Abrechnung der Lappenkrone derselben.

Im weiteren Wachstum der Prothallien entsteht aus der Kreiselform die Becher- oder Schälchenform. Es bildet sich nämlich das Prothallium durch sein Randwachstum, das in seinem ganzen Umfange stattfindet, aus der Jugendform mehr und mehr zu einem flächenförmigen Gebilde aus, und man findet die nächst gröfseren Formen in Gestalt unregelmäfsiger Becher und Schälchen in dem Erdreich mit meist nach unten gerichteten und gekrümmten Spitzchen (vgl. Fig. 1, 2, 7, 15, 16, 17, 18 u. a. m. Taf. I). Die in Fig. 15, 16, 19, 20 u. a. gezeichneten Erhöhungen auf der genannten Fläche stellen Antheridien-Höcker dar, neben welchen auch Archegonien nicht fehlen, daher ein Vergleich dieser Gestalten mit einer gefüllten Blütenschale passend erscheint. Aber schon früh zeigt sich in einigen Fällen die Neigung, durch ungleichmäfsiges Randwachstum, das vielleicht durch das umgebende, die gleichmäfsige Ausbreitung hemmende Erdreich veranlafst ist, einen sich unregelmäfsig zusammenschliefsenden Gewebekörper zu bilden. Dies geschieht immer so, dafs die mit dem zarteren Gewebe versehenen generativen Flächenteile gegeneinander gekehrt werden und so die resistentere vegetative Seite nach aufsen gerichtet wird. So giebt es Formen, die von zwei oder mehr Seiten her zusammengedrückt erscheinen (Tafel I Fig. 4, 5, 7, 8, 20, 22, 27, 28). Solche zum Teil geschlossenen Formen bilden auch häufig zusammengekniffene und rinnenförmig nach abwärts geführte Randteile aus, die sich bei günstiger Fortentwickelung lappig verbreitern (Fig. 11, 22, 25, 26). Die gröfseren Formen endlich zeigen grofse Mannigfaltigkeit in Buchtung, Faltung und Zusammenschliefsung, in Randkrämpung und Lappung. Sie stellen um ihre Achse höchst unregelmäfsig ausgebildete und zusammengeballte flächenförmige Gewebekörper dar, für welche ich die Bezeichnung „Knöllchen“ nicht zutreffend halte. Fig. 12, 29, 34, 35 zeigen einige Beispiele der

en Begrænsning for Frøhviden udadtil af meget mindre Celler, ligesom en Slags Overhud.

Archegonierne (Rob. Browns Corpuscula).

Omtrent naar Frøhviden er helt anlagt ɔ: Kimsækken helt udfyldt, begynder Archegoniedannelsen. Det allerførste Stadium kjender jeg ikke. Paa de yngste Archegonier, jeg har set, og som ved Protoplasmarigdommen af de dem omgivende, tillige mindre Frøhvide-Celler, ere lette at finde i Frøhvidens øvre Del, vare Halsen og Centralcellen allerede udprægede, om den sidste end ikke var meget større endnu end Frøhvidens øvrige Celler, ja Halsen var endog helt anlagt med sine to Celler. Hos ingen Cycadé har jeg fundet mere end 2 Halsceller, et Forhold vi gjenfinde hos Ginkgo, der ogsaa i andre Henseender synes mig at ligne Cycadeerne. Al. Braun taler derimod om «vier eine Rosette bildende Halszellen» (13, S. 291), og efter Karsten findes «Über jedem Corpusculum 3—4 eigenthümlich gebildete Zellen» (7, S. 206). Disse to Halsceller sees afbildede Tav. III, Fig. 4 sete ovenfra (se ogsaa II, 7 ved *h*, 9, 11).

Hvad der er ejendommeligt for disse to Halscellers senere Udvikling, er det, at de til sidst svulme betydelig i Vejret og hæve sig næsten kugleformig op i den nedenfor omtalte Frøhvidegrube, saa stærkt, at man med en svag Lupeforstørrelse tydelig ser dem (se *h* Tav. II, Fig. 16—19, 21, 25 og 26); der dannes derved en frit fremragende Archegoniehals som hos f. Ex. Bregner og Padderokker, der sikkert har den Betydning at skulle opfange Støvrøret; om der udskilles nogen Slim af dem, ved jeg ikke; naar deres Udvikling er tilendebragt, ere de gullige, uregelmæssig foldede (II, 25, 26); det tidligere finkornede Plasma og den store Cellekjærne i dem ere forsvundne, og Væggen synes kutikulariseret.

I Centralcellens Udvikling synes der at herske fuld Overensstemmelse med Conifererne. Oprindelig er der overordentlig lidt af Protoplasma omkring en stor Vakuole, og man faa ved

entwickelt hätten. Es ist dies eine Art von Sprossung, welche den adventiven Bildungen anderer Prothallien nahe kommt, ohne ihnen aber zu gleichen. Die jungen Prothallien von L. annotinum stellen gleich wie die von L. clavatum einen nach unten zugespitzten Blütenkelch oder ein Schälchen dar (Taf. II, Fig. 1 und 19) und sind in solcher Form von denen von L. clavatum nicht zu unterscheiden. Überhaupt würde es oft unmöglich sein, gewisse Prothallien-Formen dieser beiden Lycopodium-Arten, wenn man sie bei einander an derselben Fundstelle antrifft, auseinanderzuhalten; nur die mit ihnen in Verbindung stehenden Keimpflanzen geben untrügliche Kennzeichen für die Art ab.

Als einigermafsen unterscheidende Merkmale der Prothallien von L. annotinum sind folgende hervorzuheben Sie weisen meist ein sehr unkonzentrisches Wachstum auf und entwickeln sich also, von ihren Spitzchen aus gesehen, nur sehr einseitig (z. B. Fig. 5, 14, 16, 28, 31, 34 und 35 zeigen dies sehr drastisch); auch begegnet man oft einer flachen Ausbildung einzelner Teile (z. B. Fig. 8, 11, 12, 31, 35 u. a. m.), und ihr Rand entwickelt sich gern lappig. Ferner erreichen sie eine gröfsere Ausdehnung als die Prothallien von L. clavatum und übertreffen letztere auch in der Hervorbildung der Anzahl der Keimpflanzen. Überhaupt dürften die Prothallien von L. annotinum die körperlich gröfsten der Lycopodien-Prothallien sein. Die angeführten wenigen Unterschiede beider Prothallien-Arten sind aber nicht durchaus zuverlässig und ermöglichen es nicht immer, dieselben genau zu unterscheiden. Die Verwandtschaft aber dieser beiden Pflanzenformen ist unverkennbar und wird durch die Übereinstimmung ihres inneren Baues zur unbestreitbaren Thatsache, so dafs wir beide verwandten Prothallien-Formen zu einem Typus zusammenfassen können. Es liegt nahe, diesen Typus nach der verbreitetsten Art als Typus des Lycopodium clavatum zu bezeichnen, zu dem also die beiden Arten L. clavatum und L. annotinum gezählt werden sollen. Dieser Prothallien-Typus kann kurz, wie folgt, charakterisiert werden. Die Prothallien dieser beiden Arten sind saprophytische, meist unterirdisch im Humus des Waldbodens anzutreffende fleischige und farblose Pflanzengebilde. Ihre jugendliche, geschlechtsreife Form stellt einen mit einer etwas gekrümmten Spitze nach abwärts gerichteten, kegelförmigen Pflanzenkörper dar, dessen Mantelfläche mit langen

som ikke hidtil ere iagttagne nogensteds, og som vel nærmest maa opfattes som en Slags Aleuronkorn eller Krystalloider (Tav. II, Fig. 20, 21). De ere tenformede, spidse i hver Ende, men af temmelig forskjellig Størrelse; de ligge i alle Retninger og Stillinger i Protoplasmaet, særlig talrige vistnok ud mod Periferien; de stemme i alle Henseender nøje med det omgivende Protoplasma, lade sig lige saa lidt som dette opløse eller bringe til Svulmning af Kali, Saltsyre, Eddikesyre, Salpetersyre; de farves paa samme Maade som Protoplasmaet af Jod, Anilin-Fuchsin, Salpetersyre og Kali, Osmiumsyre. Det sidste gjør hele Massen brunlig og antyder, at de mange Smaakorn i Protoplasmaet (se II, 20, 21) rimeligvis ere Oliedraaber. Det viste sig endelig, at de ere bøjelige, idet de lode sig krumme helt sammen ved Forskydning af Protoplasmaet, der omgav dem.

Hos *Ceratozamia* dannes der lige under Halsen én Kanalcelle (II, 16 ved k), omtrent naar Protoplasmaet er blevet ganske vakuolefrit (de to andre Slægter har jeg endnu ikke kunnet følge saa vidt, at dette vilde kunne iagttages); den skyder sig, naar Halscellerne svulmende hæve sig i Vejret, spidst op mellem dem (II, 17—19, 21). Først er den kun ved en utydelig Grænselinie skilt fra den nu dannede Ægcelle (Fig. 16) og lader sig ikke rive løs fra denne; senere sker dette let (II, 19); jeg har oftere fundet Tilfælde, hvor det paa Spiritus-Materiale var sket af sig selv, og ved Vexel med Reagenser har jeg kunnet faa den til at trække sig tilbage fra Ægcellen eller svulmende nærme sig den igjen.

Mere end 1 Kanalcelle har jeg ikke fundet.

Archegonievæggen har hos *Zamia* og *Ceratozamia* (hos *Cycas* rimeligvis ogsaa) en egen Beskaffenhed; den bliver stærkt fortykket, faar lave kopformede Porer (II, 15, *m*), der svare til lignende i Nabocellerne, saa at den i Tværsnit har et eget perlesnoragtigt Udseende; kun oppe i Spidsen under Halscellerne, hvor Støvrørene vel skulle bryde igjennem, er den tyndere

in dem generativen Gewebe wird der Inhalt plasmareicher. Die ältesten Geschlechtsorgane befinden sich in der Mitte der Oberfläche dieses Gewebes und sind in der Regel Antheridien. Je weiter nach dem Rande des Prothalliums zu, desto jünger sind dieselben und bilden sich immer zentrifugal an der Peripherie der Oberfläche dieser Schicht, da wo der Prothallium-Rand eine mehr oder weniger ausgebildete Furche zeigt (f in Fig. 1). Umgeben wird dieses zentrale Gewebe nach der trichomtragenden, vegetativen Prothalliumseite hin von einem aus mehreren deutlich differenzierten Zellschichten bestehenden Gewebemantel, an welchen der zentrale, konische Gewebekörper mit einigen langgestreckten Zellreihen anschliefst (l in Fig. 1 auf Taf. III), deren Form sich wohl aus der Wachstumsweise des Prothalliums ergiebt. Sie verlieren sich nach der Spitze desselben und führen nach dem Prothalliumrande hin aufserhalb der Furche (f) auf ein Meristem (m), von welchem später noch die Rede sein wird. Zunächst sollen uns die Mantelschichten beschäftigen. Die innerste derselben stellt eine reich mit Nährstoffen angefüllte Zellschicht, das Speichergewebe des Prothalliums, dar (Taf. III, Fig. 1 r); darauf folgt nach aufsen ein Hautgewebe, welches augenscheinlich eine derbere, widerstandsfähige Hülle abgiebt; letztere sondert sich in zwei Schichten, in die Pallisadenschicht (p in Fig. 1 und 2) und in die Rindenschicht (t in Fig. 1 und 2). Die kutikularisierte peripherische Zellenreihe der letzteren, die Epidermis, erzeugt die langen Wurzelhaare (e in Fig. 1 und 2). Alle Zellen schliefsen im normalen Zustande eng aneinander; das ganze Gewebe des Prothalliums wird also ohne Intercellularräume aufgebaut.

Die Zellen des Speichergewebes sind polyedrisch und mit eiweifsartigen Stoffen, namentlich aber mit Stärkekörnern und Fettkörpern zu Zeiten aufserordentlich reich versehen. Fig. 3 auf Taf. III zeigt eine einzelne Zelle dieses Gewebes, in welcher nur einzelne Körper ihres reichen Inhalts Darstellung fanden. Aufser dem Zellkern (z) sind mehrere Fettkörper (f) veranschaulicht. Diese kleinen, rundlichen Körper, die sich durch Osmiumsäure schwarz färben, fanden sich unter den Reservevorräten der Prothallien im Sommer und Winter vor. Bemerken will ich hier, dafs ich solche Prothallien in jeder Jahreszeit auf ihren Inhalt prüfte. Da ich mir diese Gebilde zu jeder Jahreszeit erreichbar gemacht hatte, so konnte ich dieselben auch

rende mellem 2—9 (14, S. 115); hos *Ceratozamia* er 3 det hyppigste Tal. Tallet kan være forskjelligt paa de to Æg af samme *Ceratozamia*-Frugtblad's (Andre Data se Al. Braun's Polyembryonie and Keimung von *Coelebogyne* S. 209 og 14, S. 115, fremdeles Gottsche, 11, S. 399, Miquel paa forskjellige Steder o. s. v.). Ordningen af Archegonierne er ikke bestemt ved noget Forhold f. Ex. til Æggets Kanter; hos *Cycas* fandt jeg dem dog ofte i en uregelmæssig Række i den Linie, der forbinder Æggets to Kanter; hos *Ceratozamia* i en Kreds, der var mere eller mindre regelmæssig (II, 13); var der 3, svarede de dog i Stilling til Æggets Kanter (II, 14).

Archegonierne ere overalt adskilte ved flere Lag af Celler (3—6 i Almindelighed), hvori de stemme med *Taxus*, *Ginkgo*, *Pinus* o. a. (II, 9).

I det de Frøhvideceller, der i Frøhvidens Periferi omgive det af Archegonierne indtagne Areal, hæve sig i Vejret ved fornyede Delinger (x paa Fig. 19, Tav. II), kommer hele dette Areal altsaa til at ligge i Bunden af en eneste stor Grube paa samme Maade som de tætsluttede Archegonier hos Cupressineerne (II, 10, 19; III, 26; IV, 1); denne Grubes Omkreds retter sig altsaa efter den Maade, hvorpaa Archegonierne ere grupperede, og den bliver f. Ex. budt 3-kantet eller 4—5-kantet hos *Ceratozamia*, naar Archegonierne ligge paa en hertil svarende Maade (II, 13, 14).

Paa Længdesnit sees Cellerne omkring Gruben ordnede i radiale Rækker, der bøje sig lidt hen mod Gruben (II, 19).

Hos *Ceratozamia* bliver den tilsidst ofte meget dyb, med Form af en Kegle, idet Mundingen af den bliver betydelig mindre end Bunden, saa at Væggene skraane fra Mundingen nedad (IV, 1). Hos *Zamia* er Gruben mere omvendt-kegleformig eller tragtformig, med bredere Munding end Bund (III, 26). Hos *Cycas* har jeg ikke selv kunnet se den uden i dens allerførste Begyndelse, men den er tydelig afbildet f. Ex. hos Richard 1, Pl. 26, *d*, *e*, og han omtaler den S. 108 som «une petite dépression

Prothallium, also eine gröfsere Widerstandsfähigkeit gegen den Druck des umgebenden Erdreichs erzielt wird, ist augenscheinlich. Nach der Spitze des Prothalliums hin verliert sich diese Schicht. Auch das mehrschichtige Rindengewebe, dessen meiste Zellen ihre gröfste Ausdehnung tangential zur Aufsenfläche haben, geben gleichfalls eine derbe, gegen mechanische Einflüsse widerstandsfähige Hülle ab. Überhaupt sind es die Schichten des Hautgewebes, welche das Prothallium zu einem recht kompakten Gebilde gestalten.

Als besonders bemerkenswert ist ferner vom Hautgewebe hervorzuheben, dafs die Zellen desselben stets die Behausung eines Pilzes bilden, der mit seinen aus feinen Hyphen bestehenden spiraligen Wickeln Zelle für Zelle erfüllt. An den zwei äufsersten Schichten des Prothalliums tritt er seltener auf, nur in der Spitze desselben fehlt er auch da nicht. Nach oben hin schliefst sein intracellulares Auftreten beim Meristem und nach innen mit der Pallisadenschicht ab, von wo dann seine Hyphen auch noch intercellular namentlich in die Speicherschicht meist schon älterer Prothallienteile eindringen. Der Pilz fehlt ganz in dem zentralen und generativen Gewebe, ferner auch im Meristeme des Prothalliumrandes. Fig. 1 auf Taf. III orientiert durch die dargestellten Knäuel in den Zellen über die vom Pilze befallene Prothallium-Partie. Die Zellen dieser Hautschichten sind arm an Inhalt, namentlich fehlen die Stärkekörner dieser Pilzbehausung; die Zellkörner aber treten deutlich hervor, und es läfst sich nicht wahrnehmen, dafs die Zelle durch das eingeschlossene Pilzmycel geschädigt werde.

Die Epidermis bildet hier ebenso wenig wie bei der sporentragenden Pflanze eine scharfgesonderte Schicht. Die von ihr hervorgebildeten Wurzelhaare sind einzellig und meist aufserordentlich lang, am Grunde etwas verdickt, sonst zartwandig, an den Enden unregelmäfsig erweitert und gekrümmt und mit den Humusteilen des Bodens innig vereint. Je mehr sie sich dem Rande des Prothalliums nähern, desto jünger sind sie. Am Rande selbst entstehen sie aus dem meristematischen Zellgewebe der Oberfläche. Eine interkalare Bildung derselben kommt nicht vor. In einzelnen Haaren finden sich Pilzfäden vor, namentlich zeigt deren Basis meist solche auf, die vielfach verzweigt sind, mit dem Hyphen des Prothalliums-Innern in Verbindung stehen und nach aufsen führen, wo sie in Form feiner Fäden den Humus durchziehen. Es findet also der endophytische

Pilz des Prothalliums durch die Wurzelhaare wiederholten Eingang in dessen Inneres.

Die Spitze des Prothalliums stellt den ältesten Teil desselben dar, also den Teil, der sich zuerst aus der Spore entwickelte. Die Abbildung derselben in Fig. 1 auf Taf. III zeigt nicht die vollständige Spitze im Längsschnitt. Bei der Keimung der Sporen wird nachgewiesen werden, dafs hier die ersten Zellen, die sich zunächst aus der Spore bildeten, infolge ihrer frühen Vergänglichkeit wegfällig wurden. Soviel läfst sich aber schon aus der bisherigen Untersuchung solcher Prothallienspitzen erkennen, dafs sich zunächst aus der Spore ein konischer Gewebekörper aus gleichartigen Zellen, also ein Vorprothallium bildet, worauf in jedem weiterwachsenden jungen Prothallium eine Differenzierung in zwei Gewebearten, in eine zentrale und eine peripherische, stattfindet, bis dann endlich mit dem ersten Auftreten der Pallisadenschicht sich alle Gewebearten einstellen. Der endotrophische Pilz, der sicher schon frühe diese jungen Gewebekörper befällt, wird in jeder Zelle der äufseren Gewebeschichten angetroffen, daher ist dieselbe arm an Wurzelhaaren.

Verfolgen wir nun die in dem anatomischen Bau unseres Prothalliums unterschiedenen Gewebearten bis zum Prothalliumrande, dem Orte ihrer Neubildung, so führen diese dort auf ein meristematisches Zellgewebe, welches sich ringsum am ganzen Prothalliumrande vorfindet, und durch dessen Wachstum eine Flächenausdehnung rings um die Prothalliumachse gewonnen wird. Über diese Wachstumsweise geben am besten die senkrecht zum Randumfang geführten Schnitte Aufschlufs (siehe Fig. 1 und 2, Taf. III).

Diese den Prothalliumkörper aufbauende Meristemzone ist nicht an der äufsersten Randpartie zu suchen, denn oft treten schon auf der Oberfläche derselben ziemlich entwickelte Trichome auf. Es würde ja auch an dieser Stelle das Bildungsgewebe ohne Schutz sein. Dieser Randteil, der ringsum nach den Seiten, von der primären Achse fort, stemmend und Raum schaffend, ins Erdreich vordringt, ist den mechanischen Einflüssen des Bodens sehr preisgegeben und darum resistenterem Gewebe überlassen. Das Bildungsgewebe liegt vielmehr von dieser exponierten Randstelle entfernt und näher der Prothalliumfurche zu, wo es gegen Druck und Reibung von aufsen geschützter ist.

Zunächst über dem Speichergewebe (Tafel III Fig. 2 r) zeigt sich eine sehr reich mit Plasma und kleinen Stärkekörnchen ausgestattete, meristematische Zellgruppe, aus der das Speichergewebe seinen Ursprung nimmt. Aber auch die diesem Speichergewebe angrenzenden Pallisadenzellen (p) sowie die innersten Zellreihen des Rindengewebes (t) leiten in einem Bogen auf dieses Meristem. Dagegen die äufsersten Zellreihen der Rindenschicht von der einen Seite und das zentrale und generative Gewebe von der anderen Seite führen auf ein mehr oder weniger in Reihen geordnetes Entstehungsgewebe, welches das erstgenannte Meristem umzieht.

Das Prothallium wächst also am Rande mit einem mehrschichtigen Bildungsgewebe von einiger Tiefe, und zwar aus einem peripherisch in mehreren übereinander liegenden Reihen geordneten und einem darunter befindlichen ungeordneten. Während ersteres durch radiale und tangentiale Teilungen nach der generativen Seite hin dem zentralen und generativen Gewebe und zugleich nach der anderen Seite hin der äufseren Rindenschicht die Entstehung giebt, fügt dagegen das letztere, ungeordnete Meristem durch Allwärtsteilung dem Speichergewebe und den innersten Schichten des Hautgewebes Zellen zu. Eine scharfe Abgrenzung des Meristem der einzelnen Gewebearten des Prothalliums ist nicht vorhanden.

Man hätte hier erwarten können, dafs einzelne Zellen der peripherischen Randschicht dieses Teilungsgewebes (etwa bei m in Fig. 1 und 2 auf Tafel III) durch fleifsige peri- und antikline Teilungen das Randwachstum einleiteten und so den Ausgangspunkt des Gewebes bildeten, dafs also auch hier ein der sporentragenden Pflanze entsprechendes Wachstum durch Initialen stattfände. Aber bei ruhiger Wachstumsweise zeigt diese äufsere Meristemschicht an gedachter Stelle selten perikline Teilungen, während sie nach den Seiten hin durch solche Teilungen stets in mehrere Schichten zerlegt wird. Es scheint, als wenn das über dem Speichergewebe befindliche, innerste Meristem, welches, wie noch besonders bemerkt werden soll, mit dem gröfsten Plasmareichtum und den zartesten Zellwänden ausgestattet wird und die reichste Zellteilung aufweist, eine Ergänzung seines Zellenmaterials von oben her nicht bedürfe. Doch in einzelnen Fällen, so namentlich bei Beginn der Vegetationsperiode, zeigen sich an der erwähnten Stelle der peripherischen Meristemschicht perikline

Teilungen. War diese Schicht, selbst auch die darunter liegende an einzelnen Stellen zerstört, so trat eine Regeneration solcher Randstellen von dem Meristeminneren her ein, wie ich dies einigemal beobachtete.

Auffallend früh differenziert sich und streckt sich die Pallisadenschicht (p) aus dem Innersten des Meristems, und es hat den Anschein, als wenn ihr nach aufsen drängendes Wachstum an dem Hinausschieben der in interkalarer Streckung begriffenen vegetativen Randpartie beteiligt sei.

Diese an senkrecht zum Prothalliumrande geführten Schnitten dargestellte Wachstumsweise erklärt zunächst nur eine Zunahme in zentrifugaler Richtung, neben welcher aber noch eine Zunahme an Umfang rings um die Achse herum stattfindet. Solche ständige Ausweitung des Meristems und der ganzen Randregion ist als ein Ergebnis tangentialer Ausdehnung und radialer Trennung solcher Zellpartieen ohne weiteres klar.

Aber nur an ganz jugendlichen Prothallien ist das Randwachstum ringsherum gleichmäfsig (siehe z. B. auf Tafel I Fig. 1, 2, 3, 14, 15, 16 und 18, auf Tafel II Fig. 19). Meist früh schon zeigt sich und zwar bei den Prothallien von L. annotinum eher als bei denen von L. clavatum eine ungleiche Wachstumsweise einzelner Randpartieen, welche die Ursache einer ungleichen Ausweitung des Randumfanges wird, wodurch denn das Prothallium auf die oben hervorgehobenen, unregelmäfsig gestalteten, ungewöhnlichen Formen kommt. Dieses unregelmäfsige Randwachstum mag zuweilen durch die ungleiche Dichte des umgebenden Bodens oder auch durch dessen ungleiche Nährkraft bedingt sein; es kann aber auch als ein für das Prothallium deshalb vorteilhaftes angesehen werden, weil mit der Gewinnung eines gröfseren Randumfanges die Entwickelung einer gröfseren Menge von Geschlechtsorganen, wie später noch dargethan werden soll, Hand in Hand gehen kann. An dem Aufbau der Gewebeschichten in solchen sich von der primären Achse des Prothalliums oft einseitig weit entfernenden Randteilen (siehe z. B. Fig. 31 und 35 auf Tafel II) ändert diese Wachstumsweise nichts. Immer erhalten die flachen Randteile, gleichviel ob sie offen oder zusammengekniffen, übereinandergedrückt oder gerollt wachsen oder auch lappig oder zungenförmig entwickelt werden, eine bilaterale Ausbildung.

Denkt man sich die in Fig. 1 auf Tafel III dargestellte Randpartie einer Seite des Prothalliums besonders hervorgezogen, so hat man ein Bild von dem Baue eines flachen Teiles desselben. Die mit Trichomen besetzte Bauchseite zeigt immer die an der jugendlichen konischen Form als Mantelschichten gefundenen vegetativen Gewebearten, die Rinden-, Pallisaden- und Speicherschicht; über der letzteren erhebt sich das zarte generative Gewebe. Bei den gefalteten und gerollten Formen findet sich die vegetative stets nach aufsen gekehrt.

Wie die Fig. 1 und 2 auf Tafel III zeigen, erscheint der endophytische Pilz des Prothalliums in der Rinden- und Pallisadenschicht desselben stets nahe dem Meristem des Randes und hält hier mit dem Wachstum gleichen Schritt, indem er hier, ohne eine Zelle zu überspringen, die Wände derselben durchbohrt und seine Mycelnester in ihnen bildet, ohne solche Zellen krankhaft zu verändern. Protoplasma und Zellkern bleiben normal, und obgleich letzterer mit Hyphenfäden ganz umsponnen erscheint, so wird er doch von ihnen niemals durchwachsen. Nur die Stärke verschwindet sofort in der befallenen Zelle, welche in den benachbarten noch pilzfreien Zellen nie fehlt; und da der Pilz von neuen Zellen zu einer Zeit Besitz ergreift, in welcher sie ihre normale Gröfse noch nicht erreicht haben, so hindert er das Wachstum derselben zwar nicht, schliefst aber eine nachträgliche Teilung der befallenen Zelle aus.

In den Prothallien beider Arten bildet der Endophyt meist schon bei seinem Vordringen in den befallenen Pallisaden- und Rindenzellen durch Auftreiben seiner Hyphenenden rundliche Körper, also Sphaerome, von verschiedentlicher Gröfse. Sie sind anfangs zartwandig, zeigen keinen oder wenig körnigen Inhalt und erreichen später eine derbwandige, auch geschichtete, sehr quellbare Membran ohne wesentlichen Inhalt. In manchen Prothallien findet man diese Sphaerome seltener, in anderen wieder besonders häufig und oft zu mehreren in einer Zelle vor.

Auch in den von mir im Jahre 1884 gefundenen Prothallien von L. annotinum habe ich diesen Endophyten mit seinem Sphaeromen angetroffen und beschrieben [1]) und auf die merkwürdige Übereinstimmung des von Treub in den Prothallien des exotischen Lycopo-

1) Bot. Zentralblatt Bd. XXI S. 311.

dium cernuum gefundenen Endophyten hingewiesen. Treub fand später den gleichen Endophyten auch in den Prothallien von L. Phlegmaria [1]) und L. Hippuris [2]), nicht aber in denen von L. salakense und L. nummularifolium und sah in den Prothallien von L. cernuum dann auch die Sphaerome desselben [3]). Treub glaubte, bei dem Auffinden dieses Endophyten in dem Prothallium von L. cernuum denselben zu dem Geschlecht Pythium rechnen zu müssen. Ich schloſs mich dieser Ansicht betreffs der Endophyten für das Prothallium für L. annotinum an und vermutete in den Sphaeromen desselben eine Art Reproduktionsorgane dieses Pythium, was aber nachzuweisen nicht gelang [4]). Goebel, dem wir die Auskunft über das Prothallium des einheimischen L. inundatum verdanken, fand solches gleichfalls von einem „mutmaſslichen Pythium" infiziert, welches in den Zellen „spitzovale, derbwandige, mit groſsen Öltropfen versehene Zellen" bildet, die er für die Dauergonidien dieses Pilzes hält [5]).

Eine weitere Beurteilung dieses Endophyten und seiner Organe in den bekannt gewordenen Lycopodien-Prothallien finden wir bei Janse [6]). Dieser Forscher hat in den Wurzeln einer Anzahl verschiedener Pflanzen der Insel Java einen Endophyten nachgewiesen, welcher mit dem der Lycopodien-Prothallien groſse Ähnlichkeit besitzt. Auch dieser erzeugt die von mir zuerst und zwar in den Prothallien von L. annotinum angetroffenen und als „verhältnismäſig groſse kugelige Körper" (Sphaerome) beschriebenen Gebilde, die Janse „vesicules" nennt, deren Bedeutung aber auch von ihm nicht festgestellt werden konnte. Er glaubt, daſs ihnen eine Rolle in der geschlechtlichen Vervielfältigung zuzuschreiben sei. Auch die Bestimmung der seitlichen, traubenförmigen Auswüchse der Hyphen: „Sporangiolen", welche diese Pilze in den verschiedenen Wurzeln bilden, konnte nicht erkannt werden.

Janse will das Gewebe der vom Pilze befallenen Wurzeln in vier Regionen eingeteilt wissen; in die erste, äuſsere, die der Pilz

1) Annales 1886. T. V, p. 111.
2) Annales 1888. T. VII, p. 147.
3) Annales 1890. T. VIII, p. 13.
4) Bot. Zentralblatt 1885, Bd. XXI, p. 312.
5) Bot. Zeit. 1887, p. 165.
6) Janse, Les endophytes radicaux de quelques plantes Javanaises (Ann. du jard. de Buitenzorg XIV 1, p. 53—212).

nur durchzieht, um tiefere Gewebe zu erreichen — in die zweite, in welcher sich der Pilz bald intracellular, bald intercellular ausbreitet und die Sphaerome („Vesicules" nach Janse) bildet — in die dritte, in welcher die Hyphen in grofser Zahl traubenartig die „Sporangiolen" hervorbringen — endlich viertens in die pilzfreie Region.

Nach seiner Auffassung dringt dieser Pilz, um dem Sauerstoffe zu entfliehen, in das Gewebe der unterirdischen Organe der Humusbewohner ein, lebt dort auf Kosten der Kohlenhydrate des Wirtes und bindet den Stickstoff der Atmosphäre, von welchem Material sich die gastfreundschaftliche Pflanze den gröfsten Teil als Bezahlung für Kost (die Kohlenstoffhydrat-Nahrung) und Logis aneignet [1].

Frank, dem wir in einer Reihe bekannter Arbeiten sehr umfassende Untersuchungen über die „Mykorhizen" verdanken [2], hat schon vor Janse eine gleiche Ansicht ausgesprochen. Er nahm als höchst wahrscheinlich an, dafs in solchem Symbioseverhältnis der Pilz gleichsam in den Wurzelzellen gefangen und als sichere Beute, entsprechend den Erscheinungen des Insektenfanges der Pflanzen, zuletzt verzehrt werde [3].

Die Symbiose der Lycopodien-Prothallien hat mit den Formen endotrophischer Mykorhizen der Humuspflanzen viel Übereinstimmendes. Da die Prothallien dieses Typus aber die einzigen bis jetzt bekannten Pilzsymbionten darstellen, welche mit ihrem ganzen Körper während ihrer ganzen Lebensdauer im Humus eingeschlossen beharren und nicht wie die Wurzeln nur unterirdische Teile eines der Hauptsache nach über der Erdoberfläche lebenden Organismus darstellen, so bietet ihre Symbiose der Forschung eine recht einfache und übersichtliche Form dar.

Dem Eindringen des Endophyten in das Prothallium ist dessen ganze Oberfläche preisgegeben; um so auffallender erscheint es, dafs er die ganze generative Aufsenfläche und auch die des Meristems, die ihm mit ihren dünnwandigen Zellen keinerlei Hindernisse darbietet, verschmäht, dagegen in das vegetative Gewebe durch dessen

1) a. a. O. p. 200.

2) Dafs die Wurzeln der Coniferen ektotrophe Mykorhizen darstellen, habe ich schon 1874 beobachtet (Bruchmann, Über Anlage und Wachstum der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes S. 573), was aber in der betreffenden Litteratur übersehen worden ist.

3) Frank, Lehrbuch der Bot. Bd. I S. 267.

kutikularisierte Epidermis namentlich an der Basis der Wurzelhaare seinen Eintritt nimmt. Mit der Flucht vor dem Sauerstoff scheint es dem Endophyten deswegen hier nicht so ernst zu sein, weil er auch die Epidermis der Prothallium-Spitze mit seinen Nestern erfüllt, im oberen Teile des Prothallium dann allerdings die äufseren Schichten meist, doch nicht ausschliefslich meidet.

Bemerkenswert ist die scharfe Grenze zwischen dem intra- und dem intercellularen Auftreten des Endophyten in dem Prothallium, so dafs letzteres als Pilzbehausung ganz natürlich in 3 Regionen zerfällt: in eine erste äufsere oder intracellulare, in der der Endophyt häufig die Sphaerome erzeugt, in eine zweite oder intercellulare, in der es bei diesem Prothallium-Typus sehr selten zur Bildung von Sphaeromen kommt, und in eine dritte unbewohnte.

Das vom Pilz stets bewohnte Hautgewebe hat neben der Funktion der Festigung vor allem die der Ernährung auf sich. Ich habe schon zu Anfang meiner Darstellung die äufsere Trichome tragende Prothallium-Fläche die vegetative genannt, und es mufs angenommen werden, dafs den auffallend langen, dünnwandigen Wurzelhaaren der Epidermis mit ihrer grofsen Oberfläche aufser der Wasserversorgungsfunktion vornehmlich die Aufsaugung von organischen Stoffen aus dem Humusboden zukommt, von welchem das Prothallium einzig und allein lebt. Bevor nun diese Nahrung eine Ansammlung in dem Speichergewebe erlangt, hat sie stets die Schichten des Hautgewebes zu durchdringen, welche der Pilz Zelle für Zelle mit seinen Mycelnestern erfüllt. Dieser ununterbrochene Mantel der pilzbeherbergenden Zellen, der von der Spitze des Prothalliums bis zum Randmeristem zwischen der die Nahrung herbeiführenden Aufsenschicht und dem ganz mit Nährstoffen vollgepfropften Speichergewebe eingeschlossen ist, spielt, wie ich vermute, eine vermittelnde Rolle zwischen der Aufsen- und Innenschicht, die dem Prothallium Nutzen bringt. Sie macht, wie es den Anschein hat, bei der Nahrungserwerbung des Prothalliums eine Verdauungsschicht aus, welche die von den Trichomen herbeigeführten Humusextrakte in brauchbare Bildungsstoffe umsetzt, die im Speichergewebe angesammelt und von da aus nach Bedarf gelöst und verbraucht werden. Es steht zwar das vom Prothallium eingeschlossene Pilzmycel durch seine mehrmaligen Eintrittsstellen mit dem Humus des Bodens in Verbindung, durch welche auch eine

Nahrungszufuhr eintreten könnte, die aber, falls sie wirklich stattfinden sollte, zu der ausgiebigen Ernährungsthätigkeit der langen Wurzelhaare aufser Verhältnis bliebe, weshalb ihr eine besondere Rolle in der Ausbeutung des Humus nicht zuerkannt zu werden braucht. Dafs auch hier das Mycel des Endophyten, nachdem es für das Prothallium gearbeitet hat, noch von demselben verspeist wird, wie Frank für die endotrophen Mikorhizen annimmt, halte ich für sehr wahrscheinlich, da in älteren Teilen der Prothallien die Mycelnester sehr ausgesaugt und degeneriert vorkommen. Wenn wir dieser eigenartigen Lebensgemeinschaft zwischen Pilz und Prothallium solche Deutung geben, so kann die Immunität der pilzfreien Gewebe nicht mehr unerklärlich sein. Wie die Zeichnung von Fig. 1 auf Tafel III lehrt, nisten die Pilzfäden in der dem Speichergewebe eng angrenzenden Pallisadenschicht, ohne die strotzend mit Nährstoffen angefüllten Zellen des Speichergewebes selbst zu befallen und sie ihres Inhaltes zu berauben. Nur zwischen den Zellwänden älterer Partieen dieses Gewebes nisten sie sich ein. Es mufs also höchst wahrscheinlich das Innere dieser Zellen (und auch das der übrigen pilzfreien Gewebe) eine Immunität gegen die Infektion durch den Endophyten besitzen. Diese Immunisierung kann wohl durch ein vom Pilze selbst ausgeschiedenes und an die pilzfreien Gewebe abgegebenes Stoffwechselprodukt bewirkt werden.

Für eine experimentelle Erforschung solcher Symbiose dürften gerade diese Lycopodien-Prothallien geeignete Objekte abgeben, da sie sich in eigener Kultur längere Zeit erhalten lassen.

Die Frage nach der Art dieses Pilzes wage ich nicht zu beantworten. Jedenfalls bilden solche Endophyten mehrere noch unbekannte Pilzformen, die der Gattung Pythium nahe stehen, was aber zu entscheiden weiterer Forschung vorbehalten bleiben mufs.

Die Sexualorgane der Prothallien von L. clavatum und L. annotinum.

Die Prothallien dieser Lycopodium-Arten sind monöcisch. Ihre Sexualorgane treten nur auf der einen Prothallium-Fläche auf, die im Obigen schon immer als die generative Fläche bezeichnet wurde und bei jungen Prothallien nach oben gerichtet ist. Bei den grofsen

Prothallien kann sie aber auch zum Teil zur Seite und abwärts gekehrt sein, offen daliegen, dann auch zusammengedrückt und eingerollt erscheinen. Die Antheridien und Archegonien kommen in grofser Anzahl vor und die ganze generative Fläche dicht besetzend, ohne dafs sie, wie z. B. die Prothallien des L. Phlegmaria, von Paraphysen begleitet werden; dieselben scheinen für unterirdisch lebende Prothallien zwecklos zu sein. Auch die blattähnlichen Auswüchse der Prothallien von L. cernuum und L. inundatum fehlen hier.

Die Entwicklung der Sexualorgane ist zentrifugal. Die ältesten derselben finden sich in der Mitte dieser Fläche, also auf dem Fufspunkte der Achse des kegelförmigen, jugendlichen Prothalliums vor und werden von hier aus in konzentrischer Anordnung immer jünger. Ihre Neubildung geschieht im ganzen Umfange des Prothalliumsrandes an der Prothalliumfurche (f), welche letztere sich durch ein ungleiches Wachstum zweier benachbarter Zellgebiete bildet. Die nach der generativen Fläche hin in interkalarer Streckung und Teilung weiterwachsenden, äufseren Zellschichten des Randmeristems werden auf einmal in einer gewissen Entfernung vom Prothallienrande von einem neuen Bildungstriebe ergriffen, entwickeln die Sexualorgane und treiben dieselben gleichzeitig senkrecht aus der generativen Fläche empor (vergl. auf Tafel III an Fig. 1 linke Seite und an Fig. 2 die mit m, f, a r bezeichnete Stelle). So entsteht dann hier an der äufsersten Grenze der generativen Fläche, dem Rande parallel, eine mehr oder weniger deutlich hervortretende Vertiefung, welche durch das fortgesetzte Randwachstum und die diesem seinem ganzen Umfange nach auf dem Fufse folgenden Entwicklung neuer Sexualorgane immer weiter nach aufsen, also zentrifugal, dem wachsenden Rande nachrückt. Während das dem Randmeristem entstammende vegetative Gewebe ziemlich früh in den Dauerzustand übergeht, bleibt das auf gleichen Ursprung zurückzuführende generative Gewebe längere Zeit, selbst nachdem die Geschlechtsorgane gebildet sind, teilungsfähig. In welcher Weise das konische, zentrale Gewebe seine erste Differenzierung findet, hat die Entwicklungsgeschichte des Prothalliums aus der Spore nachzuweisen. Dieses Gewebe wächst anfangs, namentlich an seiner Oberfläche, selbständig mit dem Prothalliumkörper fort und bringt als generatives Gewebe an zentraler Stelle seiner Oberfläche die ersten Geschlechtsorgane des Prothalliums hervor.

Für die Ökonomie der in jugendlicher Form unbefruchtet gebliebenen Prothallien scheint es mir nicht unwesentlich zu sein, wenn sie bei ihrer weiteren Ausbildung in ein ungleich gesteigertes Randwachstum übergehen und so zu den oben beschriebenen, höchst unregelmäfsigen Gestaltungen gelangen; es ist bei solcher wogigbuchtigen Ausweitung des Randes die Bildung einer grofsen Anzahl von Geschlechtsorganen bei wenig Materialverbrauch möglich.

An solchen Teilen der Prothallien, an welchen die Ränder dicht aneinander geprefst oder übereinander gelegt wachsen, unterbleibt die Hervorbildung der Geschlechtsorgane ganz oder wird zunächst aufgehalten, um dann nachträglich und oft auf solcher ganzen Fläche auf einmal vor sich zu gehen.

Die Antheridien.

Das junge Prothallium erzeugt in der Regel auf dem zentralen Teile seiner generativen Oberfläche zuerst Antheridien. Diese treten dann meist in hochgetriebenen Höckern dieser Fläche auf (siehe Fig. 1, 14, 15 und 16 auf Tafel I und Fig. 19 auf Tafel III). Aber auch bei älteren Formen bilden sich dann und wann an den Randstellen solche Antheridien-Höcker, namentlich bei Lycopodium clavatum (siehe Fig. 5, 19, 20, 23, 28 und 32 auf Tafel I). In der Regel aber werden die Antheridien in nicht besonders hervortretenden Erhebungen in grofser Zahl erzeugt. Ihre Heranbildung ist auch nicht an bestimmte Jahreszeiten gebunden. An Prothallien, die ich mitten im Winter aus dem Boden nahm, traf ich junge und reife Antheridien an; die Spermatozoiden der letzteren waren ohne weiteres zum Schwärmen zu bringen. Die einzelnen Antheridien sind im Gewebe der Oberfläche eingebettet und ragen nur mit ihrem oberen Teile ein wenig aus der Prothalliumfläche hervor (Fig. 1 Tafel III). Die jungen Zustände derselben sind zum Studium ihrer Entwicklung am Prothallium-Rande nahe der Furche desselben zu suchen, und senkrecht zum Umfange desselben geführte Schnitte unterrichten uns am besten hierüber. Ihre Entwickelung stimmt mit der durch Treub an tropischen Arten untersuchten Lycopodium-Prothallien ganz überein.

Da es sich hier aber um die allergewöhnlichsten einheimischen Formen dieser Gattung handelt, so habe ich ihre Entwicklung den-

noch durch Zeichnungen dargestellt und will diese mit einigen Worten erläutern.

Die Entwicklung eines Antheridiums ist der Hauptsache nach auf eine Zelle zurückzuführen. Da, wo ein Antheridium entstehen soll, wird eine Oberflächenzelle der generativen Seite, ganz nahe der Prothalliumfurche mit dichterem plasmatischem Inhalte als die Nachbarzellen ausgestattet. Sie teilt sich dann tangential in zwei Zellen, von denen die peripherische, kleinere der Deckschicht des Antheridiums den Ursprung giebt, die untere, gröfsere aber die Mutterzelle des Antheridiums darstellt (Fig. 4a Tafel III). Durch radiale Teilung entstehen darauf zwei Zellen der peripherischen Schicht und zwei der Antheridien-Mutterzelle (Fig. 5 Tafel III).

Während nun anfangs die Oberflächenschicht des zukünftigen Antheridiums nur radiale Teilungen eingeht, erfahren die Zellen des Antheridiums allseitige Teilungen (Fig. 6 und 4b, Tafel III). In weiterer Entwicklung während der Hervorwölbung der Antheridien treten in der Oberflächenschicht von der Seite her auch tangentiale Teilungen auf. Dieselbe wird hier mehrschichtig, auf dem Gipfel bleibt sie aber einschichtig. Die in rascher Folge eintretenden Teilungen der mit sehr reichem plasmatischem Inhalt ausgestatteten Zellen im Innern des Antheridiums, die schliefslich zur Bildung der Spermatozoidenmutterzellen führen, rufen eine beträchtliche Volumenzunahme des Antheridiums hervor, welche auch in benachbarten Zellen Teilungen veranlafst, ohne aber zur Ausbildung einer besonderen, den Innenraum des Antheridiums umschliefsenden Wand zu führen (Fig. 7 Tafel III). Die Zunahme des Antheridium-Innern veranlafst durch Hervorwölbung und den Druck nach aufsen eine eigentümliche Zellbildung seiner Deckelzelle, die sich, indem sie ausgeweitet wird, in der Weise der Initialen einiger Spaltöffnungen, meist dreiseitig teilt (siehe Fig. 8, 9 und 10 Tafel III). In den reifen Antheridien haben sich die Spermatozoidenmutterzellen allmählich abgerundet und in ihrem Inneren die Spermatozoiden entwickelt. Einige Zellen der Deckschicht verschleimen nun, und in diesem Entwicklungszustande des Antheridiums können durch Eindringen des Wassers in den Erdboden die Spermatozoidenmutterzellen durch Wasseraufnahme das Antheridium sprengen und die Entleerung desselben zur Folge haben.

Fig. 11a und b zeigen reife Spermatozoiden-Mutterzellen nach der Entleerung. Man bemerkt, was auch Treub hervorgehoben hat, dafs die Entleerung der Antheridien in den meisten Fällen nicht durch die obere Deckelzelle geschieht. Die Verschleimung zur Beschaffung einer Öffnung der Antheridien kann an sehr verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche auftreten. Fig. 10 auf Tafel III zeigt ein reifes Antheridium von oben gesehen. Die punktierte kreisförmige Linie bezeichnet die Grenze der Antheridien-Höhlung, und die dunkel gezeichneten beiden Zellen die beginnende Verschleimung und zugleich die spätere Öffnungsstelle dieses Antheridiums.

Fig. 1 auf Tafel III weist in der Mitte der generativen Fläche entleerte und nicht entleerte überreife Antheridien von verschiedener Gröfse auf. Oft sind die Antheridien, namentlich bei ihrer Ausbildung in Höckern, wie sie auf Tafel I z. B. die Fig. 15, 20, 23 u. a. m. darstellen, so dicht angelegt, dafs kaum eine einzellige Scheidewand zwei benachbarte Antheridien trennt.

Paraphysen werden bei den unterirdischen Prothallien nicht ausgebildet. An deren Stelle aber zeigen sich zwischen den Antheridien schwache papillöse Hervorwölbungen mehrerer Oberflächen-Zellen, die als rudimentäre Geschlechtshaare aufzufassen sind (Fig. 1 auf Tafel III). Sie treten bei L. clavatum mehr als bei L. annotinum hervor und fehlen zwischen den Archegonien. In den oberirdischen Prothallien von L. clavatum fand ich gut ausgebildete Paraphysen als zwei- bis vierzellige Trichome vor, welche namentlich in ihrer basalen Zelle den Querdurchmesser der Wurzelhaare übertreffen.

Da solche Gebilde den unterirdischen Prothallien fehlen, so wird ihre physiologische Aufgabe hier hinfällig sein und nur oberirdischen nützen.

Die Spermatozoiden.

Reife Spermatozoiden konnte ich zu jeder Jahreszeit von den Prothallien beider Lycopodium-Arten erhalten. Auch die Prothallien, die ich im Februar dem gefrorenen Erdreich entnahm, enthielten solche. Es machte sich dann und wann einige Erwärmung der Präparate nötig, um die Spermatozoiden zum Schwärmen anzuregen.

Durch Quellung und völlige Auflösung der schleimigen Membran der Spermatozoiden-Mutterzellen werden die Spermatozoiden frei. Dieselben wirbeln in Schraubenlinien rotierend mit aufserordentlicher Geschwindigkeit umher. Für die genaue Feststellung ihrer Form wurden dieselben mit Osmiumsäure-Dämpfen fixiert und mit Jodgrün-Fuchsin gefärbt. Es genügt auch eine Tötung derselben durch Jodkalium. Das Spermatozoid hat die in den Zeichnungen Fig. 11 auf Tafel III dargestellte länglich eiförmige, oft nach der Spitze hin etwas gebogene Gestalt. Es besteht aus einer Zelle, deren Hauptmasse vom Zellkern gebildet wird. Derselbe ist in den Zeichnungen dunkel gehalten. Vorn zeigt das Spermatozoid meist einen das Licht gut brechenden Schnabel, an dem, etwas von dem äufseren Ende entfernt, zwei Cilien entspringen. In einigen Fällen sind drei vorhanden. Der übrige Teil des Spermatozoids führt sehr kleine, stark lichtbrechende Körnchen verschiedener Gröfse mit, die durch Behandlung des Spermatozoids mit Jodkalium teils gelb, teils blau tingiert werden.

Diese kleinen Gebilde entsprechen denen, die man sonst in jenen Blasen findet, welche die Spermatozoiden der Archegoniaten mit sich zu führen pflegen. Überhaupt entspricht der die lichtbrechenden Körnchen führende Teil der Spermatozoiden den Bläschen anderer Spermatozoiden-Arten. Nur in der Zahl der Cilien stimmen unsere Spermatozoiden mit denen der Gattung Selaginella überein, sonst sind sie von ihnen und den anderen Arten der Archegoniaten sehr verschieden.

Die durch Treub auf Tafel XX in den Figuren 8—11 dargestellten Zeichnungen der Spermatozoiden von Lycopodium Phlegmaria bedürfen sehr einer Korrektur. Denn es ist anzunehmen, dafs die Spermatozoiden der exotischen Lycopodium-Arten denen Europas gleichen. Er erklärt auch, dafs das mangelhafte Material ihn gehindert habe, Vollständiges über die Spermatozoiden zu liefern.

Die Archegonien.

Die Archegonien stehen wie die Antheridien auf der generativen Seite in Partieen und abwechselnd mit letzteren oft in grofser Anzahl dicht bei einander (siehe Tafel III Fig. 1). Die meisten dersel-

ben erlangen keine Befruchtung und ragen dann mit den Resten ihres Halsteiles und dem verschmutzten dunkelen Kanale desselben wie Schlotruinen über die Oberfläche dieser Seite hinaus. Die Archegonien werden wie die Antheridien nahe dem Randmeristem neben der Prothalliumfurche am Umfange dieser generativen Fläche zentrifugal erzeugt. Begann das junge Prothallium, so wie es Fig. 1 auf Tafel III darstellt, zuerst mit der Hervorbildung einer Gruppe weiblicher Sexualorgane, so folgt darauf die Ausbildung einer breiten Archegonien-Zone ringsum am ganzen Umfange, um darauf wieder mit der Hervorbringung von Antheridien am ganzen Rande oder an einzelnen Teilen desselben oder an dessen im bevorzugten Wachstum befindlichen Randlappen abzuwechseln. So können auf jedem Prothallium unter günstigen Verhältnissen zu gleicher Zeit reife Sexualorgane beiderlei Geschlechts vorhanden sein. Es können auch häufig schon bei jungen Prothallien die zuerst entstandenen Antheridien zugleich mit den von ihnen peripherisch erzeugten Archegonien ihre Reife erlangen und die Erzeugung von Keimpflanzen veranlassen. Solch ein Prothallium, welches schon in jugendlicher Form Keime gewonnen, stellt Fig. 1 auf Tafel III dar. Andere derartige Prothallien sind auf Tafel I durch Fig. 2, 3, 17 und 18, auch 33, auf Tafel II Fig. 23 abgebildet.

Die Entstehung der Archegonien wird dadurch eingeleitet, dafs, wie bei den Antheridien, unter den von neuem Impulse zum Wachsen angeregten Zellen der Oberfläche der generativen Seite eine Zelle der Oberflächenschicht besonders reich mit Inhalt ausgerüstet wird und so sich leicht von den benachbarten Zellen des Prothalliums unterscheidet. Genau so wie bei der Ausbildung der Antheridien teilt sich dann diese Zelle parallel zur Oberfläche (Fig. 12 Tafel III). Vergleicht man diesen Zustand mit dem in Fig. 4a Tafel III dargestellten, so zeigt sich, dafs beide Anfangsstadien der Entwicklung von Antheridien und Archegonien genau übereinstimmen.

Aber schon bei der nächsten auch parallel zur Oberfläche gerichteten Teilung, die die äufsere Zelle dieser Anlage erleidet, weifs man sicher, auf welches Organ diese Anlage hinzielt. Die äufsere Zelle wölbt und teilt sich nun kreuzweise und baut durch ihr weiteres Wachstum hauptsächlich den Archegoniumhals auf. Die anderen Zellen teilen sich wiederholt parallel zur Oberfläche und bilden die

einschichtige zentrale Zellreihe des Archegoniums aus, deren untere Zelle die wenigsten Teilungen eingeht und in ihrem tiefsten Zellsegment zur Eizelle des Archegoniums wird. Die Gewebezellen des Prothalliums, welche die Eizelle einschliefsen, teilen sich entsprechend und tragen zur harmonischen Ausbildung des Archegonium bei. Bei dem interkalaren Wachstum des Halses vom Archegonium erleiden namentlich die oberen zentralen Zellen desselben Teiles die meisten Teilungen (vergl. Fig. 12, 13, 14, 15, 16 und 17). Die fertigen Archegonien stellen vielfach einen etwas gebogenen Gewebekörper dar, dessen oberer Halsteil, von oben gesehen, einschichtig in vier- auch fünfteiliger Anordnung die Kanalzellen umgiebt. Nach unten ist der Hals mehrschichtig.

Treub hat in den Archegonien von L. cernuum nur eine, dagegen bei L. Phlegmaria drei bis fünf Halskanalzellen gefunden. Das einheimische L. inundatum besitzt in diesem Organ nach Goebel nur eine Halskanalzelle. In den Archegonien von Lycopodium clavatum und L. annotinum dagegen giebt es deren sechs bis zehn und noch mehr, namentlich in den Archegonien von Lycopodium annotinum. Basalzellen fehlen. Die Befruchtung reifer Archegonien findet durch Vermittelung des Wassers statt. Da, wie hervorgehoben, reife Archegonien und Antheridien zu jeder Jahreszeit auf den Prothallien der Lycopodium-Arten angetroffen werden, so können die durch den Boden sickernden Wasser der Schneeschmelze oder die Frühjahrsregen, die Gewitterregen des Sommers und auch die Herbstregen die Befruchtung veranlassen.

Die beim Öffnen reifer Archegonien stattfindenden Vorgänge sind nun folgende: Man bemerkt an solchen Archegonien zunächst eine Verschleimung der oberen Hals- nnd Kanalzellen. Die Zellkerne der Halszellen werden, von den oberen beginnend und nach unten fortschreitend, undeutlicher und verschwinden in der oberen Zelle oft ganz. Bei Hinzutritt von Wasser quellen nun diese Zellen auf, und es bewirken die oberen Kanalzellen durch starken Druck das Abstofsen des oberen Teiles der Halszellen. Fig. 18 auf Tafel III stellt ein auf solche Weise eben geöffnetes Archegonium dar. Von den Zellkernen der beiden letzten Halskanalzellen waren noch Spuren vorhanden und die Membrane der im Bauche des Archegoniums befindlichen Eizelle schwach bemerkbar. Auch diese würde, einen

Augenblick später gesehen, fehlen, sonst aber auch das Spermatozoid an der Befruchtung der Eizelle nicht hindern können. Ich habe den Befruchtungsvorgängen keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt, noch mich bemüht, den Empfängnisfleck der Eizelle aufzufinden. Von alten, unbefruchtet gebliebenen Archegonien sieht man oft noch die Zellkerne der Eizelle erhalten und das umgebende Plasma dicht mit körnigem Inhalte ausgerüstet, in dem Halsteile hat der veraltete Schleim dunkle Farbe angenommen.

Hiermit soll die Beschreibung der Prothallien von L. clavatum und L. annotinum beendet sein.

Die Entwicklung des Embryos von Lycopodium clavatum und L. annotinum.

Wir studieren zunächst derartig ausgebildete Keime, welche eben aus dem Prothallium hervorzubrechen im Begriffe stehen. Man findet dann und wann am Rande der Prothallien und zwar auf ihrer generativen Fläche mit der Lupe kleine Erhöhungen, wie sie auf Tafel II in Fig. 29 und 32 an den mit e bezeichneten Stellen abgebildet sind. Diese bergen derartige Keime in sich. Gräbt man diese heraus, so findet sich an solchen Keimen schon mannigfache Gliederung. (Siehe den auf Tafel III in Fig. 1 abgebildeten Keim und auf Tafel IV Fig. 29.) Zunächst ist das nach abwärts gerichtete und im Prothallium haftende Saugorgan, der Fuſs (F) hervorzuheben, der in diesem Alter des Keimes meist den gröſsten Teil desselben ausmacht. Er besteht aus groſsen Zellen und nimmt gern kugelige Formen an. Am oberen Teile des Fuſses findet sich der Embryoträger (Et.), er führt auf das Archegonium des Prothalliums, aus dessen Eizelle dieser Embryo ausgebildet wurde. Der Embryoträger, dessen Vorkommen zuerst Treub bei einigen exotischen Lycopodium-Arten nachgewiesen hat, kann auch für diese hier in Frage kommenden Arten nicht übersehen werden.

Der vom Fuſse nach oben gerichtete, mit kleinen Zellen und dichterem Inhalte versehene Teil des Keimes stellt sein Stämmchen dar. An seinem noch kurzen hypokotylen Gliede wächst seitlich, und zwar rechtwinklig zur Achse desselben die erste Wurzel (W) hervor. An der Stammknospe besitzen unsere beiden Lycopodium-

Arten in diesem Stadium der Entwicklung stets schon mehrere Blattgebilde in Form kleiner Läppchen, was besondere Beachtung verdient. Hierdurch weichen diese Keimpflanzen von den bisher bekannten Lycopodium-Arten erheblich ab. Denn wie uns Treub an Lycopodium Phlegmaria und Goebel an Lycopodium inundatum gezeigt haben, brechen die Keimlinge dieser Arten nur mit einem verhältnismäfsig grofsen, typischen Blättchen, dem Keimblättchen, aus dem Prothallium hervor.

Diese Blattschuppen an dem Keimscheitel unserer beiden Lycopodium-Arten, die schon beim Hervorbrechen aus dem Prothallium den Scheitel schützend decken, sind für die Existenz des Keimes, wie mir scheint, von der gröfsten Wichtigkeit. Denn bei solchen Arten mit unterirdischen Prothallien erblickt der eben geborene Keim noch lange nicht das Licht der Welt, vielleicht erst in einigen Jahren, und seine Stammspitze, die sofort nach dem Hervorbrechen aus dem Prothallium in das feste Erdreich treiben mufs, bedarf der schützenden Deckung durch solche Blattschuppen sehr.

Die Keimpflanzen beider Arten besitzen auf dieser Entwicklungsstufe meist zwei Paar einander kreuzweise gegenüber gestellte Blattschuppen. Das erste Paar deckt in solchem Alter mit seinen übereinander gelegten Spitzen den Scheitel, während das zweite Paar die Scheitelhöhe eben erreicht hat. (Siehe auf Tafel III Fig. 1 den in das Prothallium gezeichneten grofsen Embryo Bl.) In einigen Fällen ist auch das Blattschüppchen Nr. 4 noch nicht angelegt, hingegen trifft man in anderen Fällen in den Achsen des ersten Blattpaares schon die Anlage des dritten Paares. Zu diesen Teilen der jungen Keimpflanze kommt oft noch die Anlage einer zweiten Wurzel am hypokotylen Gliede derselben hinzu. Es sind also am Embryo bei seinem Hervorbrechen aus dem Prothallium zu unterscheiden: Der Fufs mit dem Aufhängefaden und der Stengel, dessen Scheitel mit drei oder vier Blättchen bedeckt wird und an seinem hypokotylen Gliede mit der Anlage einer ersten Wurzel, zuweilen auch einer zweiten ausgerüstet ist.

Was nun die Untersuchung der Entwicklung dieser Teile des Keimes bei den hier in Frage stehenden Lycopodium-Arten erschwert, ist der Umstand, dafs dieselben nicht in einer Ebene liegen. Ein Medianschnitt durch das erste Blattpaar trifft nicht die erste Wurzel,

noch auch den Embryoträger. Die Orientierung dieser Teile zu einander ist auch nicht immer übereinstimmend, wie ein Vergleich der Keime auf Tafel III Fig. 1 und Tafel IV Fig. 16 und 29 darthut. Auch hierdurch unterscheiden sich die Keimpflanzen dieser Arten von den durch Treub untersuchten exotischen Arten, bei welchen Embryoträger, Fufs, erste Wurzel, Stammspitze und erstes Blatt durch einen Schnitt median getroffen werden.

Auch das Freilegen des Keimes ist hier mit Schwierigkeiten verknüpft, da derselbe meist nicht lose im Gewebe des Prothalliums liegt, namentlich haftet sein Embryoträger fest an.

Meist werden in den Prothallien von Lycopodium clavatum und L. annotinum die Keime in grofser Zahl und oft nahe bei einander erzeugt. Die meisten Keimbildungen finden sich in solchen Randpartieen der Prothallien vor, wie sie Fig. 29 und 30 bei e auf Tafel II zeigen, auf welche bereits hingewiesen wurde. Gerade dann, wenn man mit der Lupe an solchen Rändern die Anlage von Embryonen von aufsen entdecken kann, hat man die Gewifsheit, noch mehrere auf niederer Entwicklungsstufe stehende Keimpflanzen anzutreffen. In sehr günstigen Fällen findet man, namentlich bei Lycopodium annotinum über ein Dutzend Keimanlagen in verschiedentlicher Entwicklung vor, welche fast die ganze Entwicklungsgeschichte derselben in einem Prothallium darstellen können. In solchen durch besonders günstige Umstände eingetretenen Fällen findet man zuweilen, dafs die neben grofsen Keimen stehenden Archegonien auch noch befruchtet wurden, deren Keime dann mit ihrem Fufse in den des gröfseren hineinwuchsen. So fand ich öfter den Fufs gröfserer Embryonen mit drei und mehr kleineren gespickt.

Natürlich ist letzteren die Wiege sehr ungünstig gestellt, und man mufs annehmen, dafs wenn der gröfsere Keim in seiner Entwicklung nicht gehemmt wird, die Nachbarkeime aus Nahrungsmangel zu Grunde gehen werden. Wenn aber die auftreibende Keimpflanze durch ungünstige Umstände, z. B. durch grofse Dürre an ihrer Spitze vernichtet wird und abstirbt (wie ich es im Sommer 1895 in Thüringen an Prothallien in sandigem Boden öfter bemerkte), so treiben auch solche Keime als Reserve hervor.

Zur Untersuchung der Keimentwicklung schneidet man am besten günstig erscheinende Partieen vom Rande des Prothalliums ab und

zerlegt diese zwischen Hollundermark senkrecht zum Randumfange in dünne Schnitte.

Treub [1]) giebt in seiner Entwicklung des Embryos von Lycopodium Phlegmaria an, dafs es ihm unmöglich gewesen sei, ungeteilte Eizellen zu finden, so dafs von ihm die ersten Wachstumsvorgänge der Eizelle nicht festgestellt werden konnten. Seine Annahme, dafs die befruchtete Eizelle analog der von Selaginella Martensii nach der Angabe von Pfeffer [2]) zunächst die erste Teilung eingeht, ehe sie sich streckt, gilt aber nicht für Lycopodium clavatum und L. annotinum, vielleicht auch für keine andere Lycopodium-Art.

Nachdem sich die befruchtete Eizelle mit einer Membrane umkleidet hat, vergröfsert sie sich, noch bevor sie sich teilt. Sie resorbiert das sie umgebende Gewebe des Prothalliums und wächst meist in Breite und Länge zu einer ansehnlichen Gröfse aus, die die ursprüngliche Gröfse der Eizelle wohl um mehr als das Hundertfache übertreffen kann. Das Keimbläschen hat hellen Zellinhalt mit deutlichem Zellkern und gewinnt in der Richtung der Achse des Archegoniums die gröfste Ausdehnung (Fig. 1 und 19 auf Tafel IV). Der Teil der Keimzelle, der an den Hals des Archegoniums grenzt, treibt gern in denselben eine kleine Ausbuchtung hinein und verdickt sich sehr früh an dieser Stelle, wohl zum Schutze gegen äufsere Einflüsse, die vom offenen Archegoniumhalse her die Keime bedrohen. Durch diese Verdickung erlangt die Keimzelle an dieser Stelle schon ihre erste definitive Ausbildung, während an dem abwärts wachsenden Teile derselben die Zellmembran sehr fein und kaum zu erkennen ist, auch hier meist anfangs nicht abgerundet erscheint, sondern unregelmäfsig wellig, da sie sich eng an die absorbierenden Zellenteile anlegt. Immer zeigt die wachsende Eizelle das Bestreben, eine Form zu gewinnen, die mit der einer Pflaume verglichen werden kann, ich meine eine Form, wie sie uns in Fig. 1 und 19 auf Tafel IV, in medianer Ebene gesehen, entgegentritt und sich auch in den weiteren Entwicklungszuständen, in gleicher Ebene gesehen, zeigt (vergl. Fig. 2, 3, 4, sowie 20, 21 und 22 auf Tafel IV). In solcher charakteristischen Profilansicht erscheint die eine, meist immer die dem Inneren des Pro-

---

1) Annales V p. 115.

2) Die Entwickelung des Keimes der Selaginella. S. 34.

thalliums zugekehrte Seite der Eizelle mehr hervorgewölbt als die andere. Durch diese ungleiche Entwicklung zweier Seiten der ungeteilten Eizelle findet sich schon in ihr das Bestreben eingeleitet, den Teil derselben nach oben zu richten, in welchem in dem späteren Entwicklungsvorgange der Stammteil herausgebildet wird, und welcher beim Abschlufs der Keimentwicklung senkrecht zur Erdoberfläche emporwächst.

Es mufs hier also als charakteristisch für die Keimesentwicklung der Gattung Lycopodium im Gegensatze zu der verwandt geltenden Selaginella betont werden, dafs sich die Eizelle vergröfsert, ehe sie sich teilt.

Die erste Teilungswand tritt nach der eben beschriebenen Ausbildung der Eizelle an ihrem unteren Teile meist etwas schief, also nicht ganz senkrecht zur Archegoniumachse auf (Fig. 2 und 20 Tafel IV), so dafs die Eizelle durch diese erste Teilungswand in zwei sehr ungleiche Zellen zerlegt wird, von denen die gröfsere gegen den Hals des Archegoniums abgeteilte Zelle den Embryoträger oder Suspensor, also den nicht wichtigen Teil der zukünftigen Keimpflanze ausmacht. Der Embryoträger geht im weiteren Wachstum des Keimes bei unseren beiden Lycopodium-Arten wenig bemerkenswerte Teilungen ein; er streckt sich oft ziemlich lang, namentlich bei Lycopodium annotinum (siehe Fig. 27 und 28 auf Tafel IV), bleibt aber auch in anderen Fällen bei beiden Arten kurz und unscheinbar. (Fig 9, 11 und 23 auf Tafel IV.) So fehlt also auch hier nicht das Organ des Keimes, welches T r e u b zuerst an dem Embryo von L. Phlegmaria fand, und welches bei den übrigen Pteridophyten, soweit es bis jetzt bekannt ist, noch denen der Gattung Selaginella zukommt. Die kleinere Zelle des zweizelligen Embryos stellt den Hauptteil des Keimes dar.

Die Vergröfserung der befruchteten Eizelle vor der ersten Teilung, in der wir eine vorsorgliche Abwärtsführung dieses wichtigen Teiles der Eizelle schon vor seiner Abgliederung von der Peripherie des Prothalliums hinweg in ein geschützteres und besseres Nährgewebe erblicken, darf aber meiner Meinung nach uns nicht abhalten, die erste Teilungswand analog denen anderer Pteridophyten als die Basalwand des Keimes aufzufassen (Fig. 2 I, 20 I Tafel IV). Ich möchte hierdurch die Bezeichnungen der ersten Teilungswände des

Keimes, welche nach den Vorschlägen von Leitgeb[1], Vouk[2], Sadebeck[3] u. a. m. für die Farne und Schachtelhalme geläufig geworden sind, auch für die Lycopodien einzuführen versuchen; sie sind in den Figuren auf Tafel III nach der Folge ihres Auftretens beziffert. Die dem Halse des Archegoniums angrenzende grofse Zelle der zweiteiligen Eizelle stellt dann den zurückgebildeten, hypobasalen Keimteil vor, während die abwärts gekehrte kleine Zelle den epibasalen, also Stamm und Blatt, ferner auch den das Saugorgan zeugenden Teil des Embryos ausmacht. Wir halten in der weiteren Darstellung der Entwicklung des Keimes an seiner Profilansicht fest. Die zweite Teilungswand der epibasalen Embryohälfte, die Transversalwand (II), stellt sich annähernd senkrecht zur ersten Teilungswand (Fig. 3 und 21), wobei dieser Teil meist in zwei ziemlich gleiche Quadranten zerlegt wird. Ist die Teilung durch die Mittelwand II eine ungleiche geworden, so ist die, wie Treub auch für L. Phlegmaria hervorhebt, an der konvexeren Seite des Embryos gelegene die gröfsere (Fig. 21). In andern Fällen wird auch diese Quadrantenzelle durch ein rasches Wachstum dieser Seite, wodurch die schon frühzeitig in der Eizelle bemerkte Krümmung ihre Fortsetzung erfährt, nach der Teilung vergröfsert.

In einigen Fällen bemerkte ich, dafs sich die Teilungswand II auch auf die grofse Keimträger-Zelle in derselben Richtung fortsetzte (Fig. 4), so dafs die Teilung II ganz an die Quadranten-Teilung anderer Pteridophyten auch im hypobasalen Keimteil erinnert. Am häufigsten sind die Teilungen im Embryoträger von wenig Bedeutung, sie treten meist sehr schwachwandig auf, sind aber anfangs schief zur Teilungswand I gerichtet (siehe z. B. Fig. 6, 7 und 23). Dennoch steht meiner Meinung nach einer Deutung derselben als rudimentäres, hypobasales Keimglied nichts Wesentliches im Wege, um so weniger, da die zweite Keimhälfte genau die Teilungen der epibasalen Keimhälfte anderer Pteridophyten, wie sich im weiteren noch ergiebt, durchmacht. Mit der Teilungswand III wird das Entwicklungsstadium der Oktanten-Bildung in diesem Keimteil erreicht. Diese Wand

---

1) Leitgeb, Zur Embryologie der Farne. Akad. d. Wissenschaft z. Wien. 1878.

2) Vouk, Die Entw. des Embryos v. Asplenium Sheperdi. Akad. d. Wissenschaft. Wien 1877.

3) Sadebeck, Die Entw. d. Keimes der Schachtelhalme. Jahrb. f. wiss. Bot. XI.

tritt rechtwinklig zur Teilungswand I und II auf und fällt in die Papierebene der in Fig. 3 und 21 auf Tafel IV dargestellten Profilansichten des Embryos, sie liegt also in der Krümmungsebene des Keimes.

Diese Wand wird sichtbar, wenn man die jungen Keime in solchem Entwickelungsstadium aus der oben bezeichneten Lage um einen Winkel von 90° dreht, oder besser noch, wenn man eine Scheitelansicht des epibasalen Keimteiles zu erlangen sucht (Fig. 3a). Diese Medianwand scheint meist der Transversalwand schnell zu folgen, nie aber vor derselben angelegt zu werden, denn die Scheitelansichten zeigen die Transversalwand in gerader Linie, dagegen die Medianwand von den Seiten her auf erstere nicht genau zusammentreffend gestellt. Nachdem nun der in vier Teile zerlegte epibasale Keimteil einige Streckung erfahren hat, bei welchem Wachstum auch wieder die konvexe Keimseite bevorzugt wird, tritt eine Querteilung dieses Keimteiles durch Wand IV ein, die meist in den vier Oktanten zugleich sich bildet (IV in Fig. 5) und von den Seiten her etwas schief auf Wand II führt. Entsteht diese Teilungswand in den Oktanten nicht zugleich, so erhält die im Wachstum immer bevorzugte konvexe Keimhälfte diese Wand zuerst (Fig. 22 Tafel IV).

Diese Teilung führt auch hier in ganz analoger Weise wie bei den Farnen und Schachtelhalmen auf die Anlage eines epibasalen Gliedes, welches in Keimbildern durch die queren Wände I und IV begrenzt wird. Es erlangt aber hier in der Keimentwickelung eine ganz andere Bedeutung als bei den genannten Pteridophyten. Während es sich bei letzteren zu dem hypokotylen Stengelgliede ausbildet, entsteht bei der Gattung Lycopodium aus ihm der Fufs, dessen Hervorbildung aus dem rudimentären hypobasalen Keimteile, der hier zum Embryoträger wird, der Hauptsache nach in das epibasale Glied verlegt worden ist, womit dieses Glied eine hohe physiologische Bedeutung für die Ernährung des jungen Keimes gewinnt. Der Embryoträger selbst mufs zwar mit seinen Zellen dem Fufse zugezählt werden, jedoch trägt er bei Lycopodium clavatum und L. annotinum wenig zur Vergröfserung desselben bei.

Zu einer Bildung von zwei Etagen im epibasalen Keimteile durch Teilungswand IV, von denen wir, der Bezeichnung Treubs folgend, das epibasale Glied: „untere“, das andere: „obere

Etage" des Keimes nennen wollen, kommt es auch bei der Gattung Selaginella; wenigstens gestatten die bis dahin hierüber vorliegenden Untersuchungen solche Annahme [1]). Allein die Bedeutung dieser Keimteile ist in der späteren Ausbildung der Embryonen auch für diese beiden Gattungen verschieden. Bei den Keimen von Selaginella bildet sich ihre untere Etage zu einem ansehnlichen hypokotylen Gliede aus, an welchem in den meisten Fällen seitlich ein sogenannter Fufs heraustreibt [2]); unter diesem wird die erste Wurzel erzeugt. Dagegen wird bei Lycopodium, wie schon hervorgehoben, diese Etage nur zur Ausbildung des Fufses aufgebraucht und die Herausbildung des Hypokotyls zu der des Kotyls in die obere Etage verlegt, auch wächst hier und zwar am Grunde des Hypokotyls, also oberhalb des Fufses, die erste Wurzel hervor, während bei Selaginella die obere Etage nur die beiden Keimblätter anlegt, zwischen welchen sich dann der Vegetationspunkt differenziert. Es gewährt also solche Vergleichung der Keime beider Gattungen keine Anhaltepunkte für die Annahme einer nahen Verwandschaft derselben.

Die Entwickelung der Keime von L. clavatum und L. annotinum hat bis dahin eine besondere Abweichung von der von L. Phlegmaria nicht ergeben, nur in der Aufeinanderfolge der Teilungswände III und IV scheint ein Unterschied zu bestehen. Für die weitere Entwickelung des Keimes von L. Phlegmaria hat Treub nun dargethan, dafs die Verwendung der Oktantenteile der ersten Etage zur Erzeugung von Stiel und Kotyledon analog dem der Farne und Schachtelhalme vor sich geht, ohne dafs hier aber ein Oktant verkümmert. Es entsteht nämlich aus den beiden Oktantenteilen der konkaven Keimseite der Stiel, während die beiden der konvexen Seite das eine Kotyledon erzeugen und später noch an ihrer Basis der ersten Wurzel das Dasein geben.

Bezüglich der Entwickelung der Keime von Lycopodium clavatum und annotinum läfst sich die Entstehung der genannten Glieder der ersten Etage nicht auf die einzelnen Oktanten derselben zurückführen. Blättchen und Wurzel werden von den Keimen sehr spät angelegt

---

1) Vgl. Pfeffer, Die Entwickelung des Keimes der Gattung Selaginella und Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br.

2) Nach den von mir angestellten Untersuchungen unterbleibt die Ausbildung eines Fufses bei Sel. spinulosa.

und zwar zur Zeit eines schon vorgeschrittenen Entwickelungsstadiums, in welchem die Grenzen zwischen den Oktanten längst verschwunden sind. Überhaupt ist die fernere Entwickelung unserer Keime ganz von der des L. Phlegmaria verschieden. Wie es scheint, stimmen die Keimesentwickelungen einzelner Gruppen der Lycopodien nur in der Aufführung ihres Grundbaues, also in ihrer ersten Entwickelungsperiode miteinander überein und unterscheiden sich, mehr oder weniger, je nach dem Grade ihrer Verwandtschaft, in der darauf folgenden Entwickelung. Unsere beiden Arten, deren Prothallien schon, wie auch ihre Keimesentwickelungen, einander gleichen, müssen als nahestehende, verwandte Arten gelten.

Die fernere Entwickelung unserer Keime läfst sich noch nach zwei weiteren Perioden unterscheiden. Die der ersten folgende, also zweite Entwickelungsperiode bringt eine Ausbildung des Grundbaues hervor ohne die Erzeugung von Blatt- und Wurzelanlagen. Das Ziel derselben besteht in der Gewinnung eines meist kugeligen oder auch eiförmigen Zellkörpers, aus welchem der Embryoträger oft wie ein Stielchen hervorragt (siehe Fig. 28 auf Taf. IV).

Die Figuren 6, 7 und 8 für L. clavatum und 23 und 24 für L. annotinum zeigen nach den grundlegenden Teilungen der Eizelle von I bis IV in dem epibasalen Keimteile einen verschiedenen Ausbau der beiden Keimetagen, die wir auch in Stamm- und Fufsetage unterscheiden können. Am rührigsten treten in dieser Entwickelungsperiode Wachstum und Teilungen in der Fufsetage, besonders an dem hervorzuwölbenden Teile derselben auf. Hier weiten sich die Zellen in radialer und tangentialer Richtung aus und teilen sich entsprechend in schneller Aufeinanderfolge (vgl. Fig. 7 bis 12, ferner 24, 25 und 27 auf Taf. IV). So treibt die Seite dieser Etage immer mehr und mehr aus und bildet nach und nach eine stark hervortretende, kugelige Hervorwölbung, welche endlich den gröfsten Körperteil des Embryos ausmacht. Durch diese starke Entwickelung eines umfangreichen Saugorganes, welches in das Innere des Prothalliums eindringt, wird der Keim sicher fundiert und für seine Ernährung auf Kosten der Reservestoffe des Prothalliums bestens gesorgt. Natürlich findet die stärkste Ausweitung des Saugorgans nach derjenigen Stelle des Prothalliums hin statt, welche die ergiebigste Ausbeute bringt.

Gleichzeitig wird durch solche Hervorwölbung des Fufses die Stengeletage durch Verschiebung endgültig in diejenige Lage gebracht, welche für das Herauswachsen des Keimes aus dem Prothallium als die erspriefslichste erscheint.

Durch diese Art des Wachstums der ursprünglich durch die Querwände I und IV begrenzten epibasalen Keimglieder, bei welchem die eine, nämlich die konkave Seite, ganz vernachlässigt wird, während die anderen beträchtlich hervortreiben, werden auch die anfangs flachen Begrenzungswände stark nach aufsen gedrängt. Sie springen konisch nach dem Saugorgane ein, und der Embryoträger erscheint endlich als ein auf die Seite geschobener Keimanhang, dessen äufserste grofse Zelle selbst noch an älteren Keimen deutlich hervortritt (siehe Fig. 13, 16, 28 und 29 auf Taf. III).

Das ergiebigste Wachstum zeigen bei solcher Ausbildung des Saugorganes selbstverständlich seine peripherischen Zellenkomplexe, ja schliefslich erhalten die inneren Zellen ihre definitive, auffallende Gröfse, und das weitere Wachstum findet nur noch an der Aufsenfläche statt, wo sich die Zellen durch fleifsige radiale Teilungen bedeutend kleinlumiger als die inneren darstellen (siehe Fig. 12 und 17).

Diese sehr beträchtliche Volumenzunahme des Fufses dieser Lycopodium-Arten übertrifft die desselben Organs am Keime von L. Phlegmaria bei weitem. Seine Saugzellen wölben sich zwar ein wenig, namentlich im späteren Wachstum hervor, aber führen nicht zu einer solchen Papillenbildung, wie sie Treub schon an jugendlichen Formen von L. Phlegmaria fand.

Das Wachstum der ersten, der Stammetage, findet in dieser zweiten Entwicklungsperiode neben der rapiden Ausbildung des Fufses meist nur in sehr langsamem Tempo statt. So zeigten z. B. die in Fig. 6 und 23 im Medianschnitt dargestellten Embryonen zunächst in dieser Etage noch keine Teilungen, während bei ihnen schon für die Ausbildung der Fufsetage gesorgt worden war. In anderen Fällen dagegen fand sich auch diese Etage gleich anfangs mit einigen Teilungen ausgestattet (vergl. Fig. 7, 8 und 24 auf Tafel IV). Die ersten Teilungen in dieser Etage treten meist parallel zur Achse dieses Gliedes, also parallel zur Schnittlinie der Oktantenebenen auf, die in den Figuren mit II bezeichnet ist (siehe namentl. Fig. 7 und deren Scheitelansicht 7a, auch Fig. 8); gleich hierauf erhalten diese

Segmente nach der Scheitelstelle tangentiale Abgliederung, worauf dann radial zur Oberfläche gestellte Wände eintreten. Aber die Vergleichung einer Anzahl Keime in solchem Entwicklungsstadium lehrt, dafs der Ausbau auch dieser Etage vom Beginn an einer Gesetzmäfsigkeit entbehrt. Es bildet sich durch fortgesetzte Teilungen ein konisch abgerundeter Zellkörper ohne jede Gliederung aus, dessen Zellen sich durch ihr kleineres Volumen und ihren reichen plasmatischen Inhalt von denen des Fufses unterscheiden. Auch in diesem Keimteile macht sich meist eine bessere Ausbildung seiner konvexen Seite geltend. Die Ansichten von oben geben anfangs elliptische Querschnittsfiguren, und es liegt ihr gröfster Durchmesser in der Medianwand der Keime. Später erhält dieser Keimteil kreisförmigen Querschnitt. Sonst zeigen solche Ansichten, sowohl von der Oberfläche aus als auch bei tieferer Einstellung des Mikroskopes gesehen, wenig Erwähnenswertes. Eine in diesem Keimteile frühzeitig auftretende Scheitelinitiale, welche auf den entsprechenden, die Scheitelzelle hervorbringenden Oktanten des Farnkeimes zurückzuführen wäre, ist nicht nachweisbar. Alle oberflächlichen Zellen zeigen gleiche Teilungsweise, sie sind an der zukünftigen Scheitelstelle am kleinsten und nehmen nach der Fufsgrenze an Gröfse zu, aber an Inhalt von Nährstoffen ab. Auch tritt in diesem Keimteile eine frühzeitige Sonderung des Pleromcylinders nicht auf, wie dies bei Selaginella der Fall war. Die Zellen dieser Stammetage beteiligen sich alle und zwar ziemlich gleichmäfsig an der Aufgabe, durch zweckmäfsige Teilungen einen konischen, parenchymatischen Zellkörper zu bilden, der weder aufsen noch innen eine Differenzierung erkennen läfst. Bei dieser Entwickelung verwischen sich die Oktantengrenzen sehr bald, ebenso die Grenze zwischen den beiden Keimetagen. Doch gelingt es zuweilen, letztere noch dadurch festzustellen, dafs eine leichte Einschnürung, namentlich an der konvexen Keimseite, hervorgerufen durch die ungleiche Wachstumsweise beider Keimteile, diese Grenze äufserlich andeutet (Fig 12). Als bemerkenswert für diese Etage bleibt noch hervorzuheben, dafs sie durch die bauchige Ausweitung des Fufses in ihrer mittleren, an letzteren grenzenden Partie mehr und mehr konisch von der Fufsetage umfafst wird, und dafs so aus einer flachen Scheidewand im Laufe der Entwicklung des Keimes, im Medianschnitte gesehen, eine nach der

Fufsanlage bogig oder winklig einspringende entsteht (vergl. Fig. 11, 27, 12 und 17 auf Tafel IV).

So hat sich denn nach den grundlegenden Teilungen der Eizelle der Embryo zunächst zu einem von dem Suspensor getragenen, rundlichen Zellkörper entwickelt, an welchem man nur eine Gliederung in Stengel- und Fufsetage zu unterscheiden vermag (siehe F und S in Fig. 28). Aber nicht unerwähnt will ich lassen, dafs an einer ganzen Anzahl kugeliger Keime beider Lycopodium-Arten auch solche Unterscheidung nicht möglich war; man konnte sie, frei präpariert, unter dem Mikroskope von allen Seiten betrachten und doch keine Unterscheidung der beiden Etagen, weder nach Zellengröfse noch nach Inhalt machen. Auch will ich hier noch solcher Keime gedenken, bei welchen sich anfangs nicht bestimmen liefs, welche Seite derselben die den Hauptteil des Fufses aufbauende konvexe werden sollte. Ich habe von mehreren Beispielen der hier in Frage kommenden Lycopodien je eines durch die Fig. 9 und 26 auf Tafel IV dargestellt.

Sehr spät erst gelangen die Keime unserer beiden Lycopodium-Arten dazu, ihre ersten Blattorgane herauszubilden und so in eine dritte Entwickelungsperiode zu treten, welche die vollständige Fertigstellung der Keime bis zu ihrem Durchbruch aus dem Prothallium umfafst.

Es bildet sich aber an ihnen auch nicht, wie bei allen übrigen bis dahin bekannten Lycopodium-Keimen, ein Blatt, sondern es treiben gleich zwei erste Blätter hervor. Sie sind stets einander gegenübergestellt, sonst aber ist ihre Stellung zum Fufse und Aufhängefaden sehr verschieden, und ein Medianschnitt derselben ist nicht zugleich ein solcher sämtlicher Organe des Keimes (vgl. Fig. 13 und 16). Gewifs hat eine ungleichmäfsige Entwickelung des Fufses der Keime diese Erscheinung veranlafst. Wie schon oben erwähnt, findet die gröfste Ausbildung des Fufses nicht immer in der Ebene der Medianwand statt, sondern sie ist an der Seite am ergiebigsten, von welcher aus dem Prothalliumgewebe die gröfste Menge von Nährstoffen zufliefst. Daraus geht eine Verschiebung oder Drehung der Stengeletage des Embryos hervor, welche der Aufhängefaden nicht hindert. So kommt es, dafs die Stellung der ersten beiden gegenständigen Blätter zu den übrigen Organen der Keimwand eine wech-

selnde wird. Denn es darf wohl angenommen werden, dafs für ihre Entstehung immer dieselben gleichen Gewebeteile des Keimes gebraucht werden und diese auch den entsprechenden Oktanten anderer Pteridophyten entstammen, was aber hier zu ermitteln unmöglich ist.

Die erste Anlage dieser Blattgebilde kann an den stark mit Nährstoffen angefüllten Zellkomplexen der Stammetage schwer erkannt werden. Fig. 14 auf Tafel IV stellt solchen Entwickelungszustand in der Oberflächenansicht der Stammetage dar. Die mit α bezeichnete Zelle ist die vielleicht eben differenzierte Initiale des etwas hervorgewölbten jugendlichen Stammscheitels. Die mit Bl. bezeichneten Zellgruppen zu beiden Seiten dieses Scheitels zeigen durch ihre regeren Teilungen in den Zellen und durch ein Hervortreten derselben über das Niveau der Nachbarschaft die Anlage der ersten beiden Blätter an. Sie bilden sich entfernt von der Scheitelhöhe des Stengels aus einem Gewebe der Stammetage, welches nahe der Grenze des Fufses sich befindet, also nicht durch die Thätigkeit des Keimscheitels hervorgebildet wurde. Wenn es auch nicht gelingen will, die Entstehung dieser die ersten beiden Blätter erzeugenden Keimzellen auf Keimoktanten zurückzuführen, so scheint mir doch, dafs dieselben aus solchen Zellen hergeleitet werden können, die gleich nach den ersten Teilungen in der Stammetage nach Grenzwand IV hin abgegliedert wurden und nun durch selbständiges Wachstum thätigen Anteil an der Ausbildung dieses Keimteils nehmen. Ich glaube, sie beide als vom Scheitelteile unabhängige Bildungen und somit als Keimblätter auffassen zu können, durch die unsere Keime in eine beträchtliche Differenz zu den übrigen nur mit einem Keimblatt sich entwickelnden Keimen derselben Gattung treten, was befremdet. Allein auch die grofse Mannigfaltigkeit in den Gestaltungsverhältnissen der sexuellen Generation dieser Gattung läfst deutlich erkennen, dafs die Gattung Lycopodium aus Arten zusammengesetzt ist, welche meist einander nicht so nahe stehen, dafs sie als Arten nebeneinander rangieren könnten.

Fig. 13. auf Tafel IV stellt einen Entwickelungszustand dar, in welchem sich die beiden Keimblätter als zwei gleiche, schwach hervorgewölbte Höcker bemerkbar machen. Untersucht man einen solchen Entwickelungszustand dieser Blattgebilde durch Medianschnitte (Fig. 15 Tafel IV), so erkennt man, dafs die an der Oberfläche her-

vorgetretenen Zellen sich tangential und radial teilen und so einen gröfseren oder kleineren abgerundeten Gewebehöcker bilden, in dem bald darauf ein Randwachstum wahrgenommen wird. Es überwachsen diese beiden Blättchen den Scheitel des Keimes, noch während derselbe im Prothallium eingeschlossen ist, und bilden so für den hervorbrechenden und in das Erdreich bohrenden Keimscheitel ein wichtiges Schutzorgan (siehe Fig. 17 Bl Tafel IV). Später findet man diese Keimblättchen als breite, einander gegenüberstehende Schüppchen an der Keimpflanze vor (Fig. 18 Bl Tafel IV). Sie haben die Dicke von wenig Zellen, am Rande sogar nur von einer Zelllage. Durch ein unregelmäfsiges Auswachsen der Randzellen erhalten diese Schüppchen unregelmäfsig ausgeschnittene, ausgebuchtete, auch geschlitzte Randlinien. Zu einer Entwickelung von Gefäfsen, auch in der primitivsten Form, kommt es in diesen Keimblättern selten.

Ferner scheint die physiologische Notwendigkeit vorzuliegen, dafs der Embryo neben der Ausbildung der beiden ersten Blätter auch noch für die Bildung eines Ersatzes derselben zu sorgen hat. Denn gleich nach der Ausbildung der Keimblätter entstehen auch die Anlagen von meist zwei anderen Blättern näher dem Scheitel, in gekreuzter Stellung zu den ersten beiden. Sie erreichen vor dem Durchbruche des Keimes nur Scheitelhöhe. Zuweilen erkennt man in solchem Entwickelungszustande des Keimes unter den Keimblättern noch eine weitere Blattanlage (Fig. 17 Taf. IV).

Fig. 16 auf Taf. IV zeigt neben den beiden ziemlich kräftig angelegten Blatthöckern der ersten beiden Blätter (Bl. 1) die unscheinbare Anlage eines dritten Blättchens. Selten zeigen sich die beiden ersten Blättchen ungleich stark entwickelt; wenn aber das eine nahe dem Aufhängefaden, namentlich zwischen diesem und dem Scheitel entsteht, so bleibt es dann aus Nahrungsmangel in seiner Ausbildung meist etwas zurück.

Gleichzeitig mit der Anlage und Hervorwölbung der ersten beiden Blätter findet überhaupt ein rühriger Ausbau der Stammetage des Keimes statt, um das in Fig. 17 dargestellte Entwickelungsstadium zu erreichen. Aufser der Hervorwölbung der ersten Blätter macht sich alsbald auch eine solche für die erste Wurzel bemerkbar (Fig. 16 W Tafel IV), und im Innern des Keimes hat sich in dem bis dahin parenchymatischen Zellkörper auch das prokambiale

Bündel desselben zu differenzieren begonnen, welches in der Stammetage vom Scheitel des Keimes abwärts und in einem rechtwinklig gekrümmten Bogen auf die Entstehungsstelle der Wurzel führt (Fig. 17 auf Tafel IV). Um diese Zeit tritt mit dem Beginne des eigentlichen Wachstums am Scheitel zuweilen eine Scheitelinitiale deutlich hervor. Fig. 16a zeigt in α dieselbe vom Scheitel des Keimes der Fig. 16 in der Lage aufgenommen, in welcher auch der Keim selbst dargestellt wurde. Die erste Wurzel entsteht, wie uns Fig. 17 zeigt, endogen aus der hypokotylen Achse der Stammetage. Ihre Stellung zu den ersten Blattorganen wechselt sehr, wie schon hervorgehoben wurde. Diese erste Wurzel entspricht nicht der der Farne und Schachtelhalme. Bei Lycopodium und Selaginella ist die primäre Wurzel der genannten Pteridophyten rudimentär und ihre erste Wurzel weiter nichts als eine an der embryonalen Achse sich bildende endogene Seitenwurzel. Diese erstere Wurzel differenziert sich meist recht schnell, und nicht selten bricht sie schon vor dem Stengel des Keimes aus dem Prothallium hervor.

Während der eben geschilderten Vorgänge in der Stengeletage hat der Fuſs an Volumen noch sehr zugenommen (Fig. 17 F auf Tafel IV), und wenn die Umstände eine ergiebige Ausdehnung im Prothallium gestatten, so bildet er sich in demselben zu einem recht ansehnlichen kugeligen Gebilde aus, welches namentlich bei Lycopodium annotinum bis 2 mm im Durchmesser erreicht. Seine Zellen im Innern sind nach allen Richtungen vergröſsert und seine peripherischen Zellen, der Zunahme der Oberfläche entsprechend, namentlich radial geteilt. Stets aber grenzen sich die Fuſszellen von denen des umgebenden Prothalliums deutlich ab.

Nachdem nun der Embryo das in Fig. 17 auf Tafel IV und in Fig. 1 auf Tafel III dargestellte Entwickelungsstadium erreicht hat, ist er zum Durchbrechen des Prothalliums reif. Der Durchbruch des Stammteiles wird namentlich veranlaſst durch ein äuſserst ergiebiges interkalares Wachstum des hypokotylen Gliedes, oberhalb der ersten Wurzel desselben, welches bis dahin sehr unscheinbar geblieben war (vgl. Fig. 17 und 29 Tafel IV), und wenn die erste Wurzel nicht schon vorher oder zugleich mit dem Stammteile durch Streckung ihrer Zellen aus dem Prothallium ins Erdreich geführt wurde, so geschieht dasselbe doch gleich nach dem Hervorbrechen des Stammteiles.

Wie Treub gefunden hat, wächst während der Entwicklung des Keimes das denselben einschliefsende Gewebe des Prothalliums von L. Phlegmaria wie bei den Moosen zu einer schützenden, hohlen Kalyptra aus, was bei den hier in Frage kommenden Lycopodien nicht der Fall ist. Bei Betrachtung der Fig. 1 auf Tafel III kann man leicht erkennen, wie sich das Gewebe des Prothalliums dem an Volumen zunehmenden Keime gegenüber bis zu seinem Durchbruche aus demselben verhält. Links sieht man in dieser Zeichnung die Anlage eines jungen Keimes, und man gewinnt die Vorstellung, dafs das Prothallium durch die Entwicklung eines solchen Keimes nicht gehindert wird, sein charakteristisches Randwachstum fortzusetzen und Geschlechtsorgane auszubilden, wie es auch in Wirklichkeit der Fall ist. Solche Organe erlangen auch Geschlechtsreife und die Archegonien manchmal sogar in der Nähe des schon in der Entwicklung begriffenen Keimes Befruchtung. Die Entwicklung dieser Keime aber wird meist dadurch gestört, dafs ihnen der ältere durch seinen Vorsprung in der Ausbildung den Zuflufs der Nährstoffe abschneidet. Rechts in der Zeichnung 1 auf Tafel III zeigt sich nun, wie der Keim durch seine Volumenzunahme das peripherische Gewebe der generativen Fläche gehoben hat. Durch rege Zellteilung und Ausdehnung widersteht das Gewebe eine Zeit lang dem von unten her auf dasselbe einwirkenden Drucke, bis es endlich durch die Stengelspitze und die Spitze der ersten Wurzel zersprengt wird.

Also zur Ausbildung eines besonderen kalyptraartig wachsenden Gewebes für den Embryo kommt es hier nicht. Die Ausbildung der generativen Oberfläche bleibt die gleiche, auch wenn unter derselben ein Embryo entwickelt wird. Auch die Reste von Prothallien, die man oft in Form von Häutchen dem Fufse alter Keimpflanzen abzieht, zeigen unter dem Mikroskope lauter Archegonien-Gebilde, also die gewöhnliche generative Fläche.

Wenn es nun auch, wie mehrfach hervorgehoben wurde, in den Prothallien zur Anlage einer Reihe von Keimen kommen kann, eine fertige Ausbildung erlangen aber nur wenige. Kleinere Prothallien entwickeln meist nur eine Keimpflanze (siehe Fig. 2, 3, 17, 18 und 33 auf Tafel I, 23 auf Tafel II), gröfsere deren mehrere. So fand ich z. B. ein Prothallium von L. annotinum mit acht grofsen, aufstrebenden Keimpflanzen, von denen schon fünf die Erdoberfläche erreicht hatten.

Über die Keimpflanzen von Lycopodium clavatum und L. annotinum.

Die jungen unter der Erdoberfläche geborenen und nun zu dieser emporstrebenden Keimpflänzchen haben von ihrer Wiege an eine oft nicht unbedeutende Erdschicht zu durchdringen, ehe sie an das Tageslicht gelangen. Auf diesem Wege giebt es für den bohrenden Scheitel der Pflanze manche Hindernisse zu überwinden. Oftmals ist der Boden recht hart und mit dichtem Wurzelgeflecht durchzogen, auch verlegen dicke Wurzeln oder Steinchen der aufstrebenden Stammspitze des Keimes den Weg. So wird diese denn gezwungen, durch manche Krümmungen und Windungen von dem direkten Wege abzuweichen, und vermag sich oft erst in mehrjähriger Pionierarbeit über die Erdoberfläche emporzuringen. Die vielfach unregelmäfsig gekrümmte Form der unterirdischen Teile von Keimpflanzen, wie sie auf Tafel I und II dargestellt sind, geben Zeugnis davon.

An der Erdoberfläche ergrünt die Keimpflanze, sowie nur das Licht auf dieselbe Einflufs üben kann. Der unterirdische Teil derselben ist weifs und trägt kleine, schuppenförmige Blätter (Fig. 18 auf Tafel IV), welche nach der Erdoberfläche hin allmählich in die gewöhnliche schmale, längliche Form der oberirdischen Sprosse übergehen.

Auf dem Wege durch das Erdreich verzweigt sich die Keimpflanze nicht selten, und in manchen Fällen treten bei L. annotinum häufiger als bei L. clavatum scheinbar adventive Sprosse auf, die aber in Wirklichkeit falsche Adventivsprosse sind. Solchen Sprossungen begegnen wir aber in gröfserer Zahl an Keimpflanzen von L. complanatum und L. alpinum (siehe darüber S. 69).

Vor allem aber wird recht frühzeitig und fleifsig für eine ergiebige Bewurzelung der Keimpflanze gesorgt. Die Wurzeln entstehen an den unterirdischen Teilen auf verschiedenen Seiten derselben, während sie in den oberirdischen Teilen nur an der der Erde aufliegenden Bauchseite hervorgebildet werden. Durch frühe Bewurzelung vermag sich die Keimpflanze bald von ihrer Nährmutter, dem Prothallium, unabhängig zu machen. So traf ich zuweilen kleine,

noch nicht an die Erdoberfläche gelangte Keimpflanzen an, deren Prothallium schon abgestorben war.

Die Untersuchungen der Embryonen und der Keimpflanzen auf ihr Scheitelwachstum haben auch an Lycopodium clavatum und L. annotinum eine besonders hervortretende, pyramidenförmige Scheitelzelle in keinem Entwicklungsstadium erkennen lassen. In der zweiten Entwicklungsperiode des Embryos, in der durch allseitiges, gleichmäfsiges Wachstum ein ungegliedeter Zellkörper erzeugt wird, kann von einem hervortretenden Scheitelwachstum nicht geredet werden. Erst bei der Anlage der Gliederung der Stammetage trifft man am Scheitel des Embryos zuweilen auch eine deutlicher als sonst hervortretende, prismatische Zelle, eine „Scheitelinitiale", die durch Teilungen nach den Seiten und nach unten Segmente abschneidet. Dreht man aber den Embryo etwas, so zeigen seitliche Zellen gleiche Bilder. Prüft man eine gröfsere Anzahl von Flächenansichten der Vegetationsspitze der Keimpflanzen, so geben auch diese sehr verschiedene Zellfiguren am höchsten Punkte ihres Scheitels und bieten Bilder dar, die deutlich erkennen lassen, dafs weder eine Zellgruppe noch eine einzelne Zelle oder ein Teil derselben eine feste Stelle in der Scheitelmitte behauptet. Die embryonalen Zellen der ganzen Scheitelkuppe befinden sich in reger, unregelmäfsiger Teilung, ohne dafs sich die der Mitte durch eine besondere Art derselben unterscheiden.

Mediane Längsschnitte der Scheitel zeigen die Zellen der äufseren Schicht von ungleicher Tiefe, die neben lebhafter antikliner Teilung auch perikline aufweisen. Die letztere Teilungsweise tritt in den Zellen der Scheitelachse weniger häufig ein, weil die ergiebige Streckung des prokambialen Bündels solche Zuteilung seltener nötig macht. Es mufs angenommen werden, wie ich es auch für das Scheitelwachstum von Selaginella spinulosa A. Br. ausgesprochen habe [1]), dafs dieselbe Zelle am Scheitel, die einmal genau in der Scheitelachse durch antikline und perikline Teilungen die Vermehrung des Scheitelmeristems einleitete, durch eine ergiebigere Volumenzunahme einer seitlichen Zelle oder eines Zellsegmentes, vielleicht auch durch eine Verschiebung der sich streckenden Zellmasse des prokambialen Bündels oder durch andere Gründe physiologischer

---

1) a. a. O. S. 15 u. f.

oder mechanischer Natur seitlich verschoben werden kann. Es ist deshalb wohl das Scheitelwachstum auf Gipfelzellen, „Initialen", zurückzuführen, wenn man auch nicht die jedesmal diese Stelle einnehmenden Zellen nach Form, Zahl und Teilungsweise stabil findet.

Die Verzweigung der jungen Keimpflanze unterhalb der Erdoberfläche tritt nicht sehr häufig auf und ist nur selten echt dichotom. Meistens scheint das eine Glied der Verzweigung, äufserlich gesehen, als ein seitlicher Sprofs hervorzutreten. Wie bekannt, entstehen alle Auszweigungen von Lycopodien am Vegetationskegel über der jüngsten Blattanlage. Fig. 30 auf Taf. IV stellt die Anlage einer seitlichen Auszweigung an einer Keimpflanze im Medianschnitt dar. Wie bei einer rein dichotomischen Verzweigung wird hier dieselbe durch ein Erlöschen des ursprünglichen Scheitelwachstums in den Initialen und durch ein allmähliches Übertragen desselben auf zwei neue Stellen der zukünftigen Verzweigungsebene eingeleitet. Der hier hervortretende Unterschied zwischen einer normalen Dichotomie und dieser ist nun der, dafs hier schon in der ersten Anlage die Begünstigung des einen Gabelzweiges eintritt, während der andere in seiner Ausbildung verzögert wird und als kleinere Auszweigung erscheint. Wir haben es in solchem Falle mit einer modifizierten Dichotomie mit sympodialer Ausbildung zu thun. Die Keimpflanze von L. complanatum wird Gelegenheit darbieten, auf solche Verzweigungen der Gattung Lycopodium zurückzukommen.

Die an der Keimpflanze auftretenden Blattschuppen unterscheiden sich nicht in ihrer Form und Gröfse von dem ersten Blattpaare. Sie sind gleichfalls sehr unscheinbar und dünn, meistens ungleich ausgebildet und nehmen gleich über den beiden Keimblättern eine lockere, schraubenartige Stellung an der Keimpflanze ein (Fig. 18 Taf. IV). Den ersten beiden Blattschuppen, sowie den folgenden fehlen die Blattbündel. Bei kräftigeren Keimpflänzchen, namentlich bei denen von Lycopodium annotinum erhalten aber bereits die dritten oder vierten Schüppchen aufserordentlich enge Spiraltracheïden, oder es führen doch solche bis an die Basis derselben. Je näher aber die Keimpflanze an die Erdoberfläche gelangt, desto mehr nähern sich auch die Schüppchen der eigentlichen Blattform der überirdischen Pflanzenteile. Sie werden schmäler und dicker, und ihre Blattstränge treten deutlicher hervor.

Der kugelförmige Fufs der Keimpflanze erhält bald nach dem Durchbruche des Stammes und seiner Wurzel aus dem Prothallium seine gröfste Ausdehnung, die namentlich bei Lycopodium annotinum bis $2\frac{1}{2}$ mm im Durchmesser erreichen kann. Er selbst enthält keine Gefäfselemente, aber aus dem Teile des Stammgrundes, den er konisch umschliefst, führen von dem in einem Bogen vom Stamme in die erste Wurzel ziehenden Bündel her einige Tracheïden-Zellen auf seinen zentralen Teil; an diese schliefsen sich in strahliger Anordnung Zellen mit getüpfelten Wandverdickungen, welche zuerst im Innern des Fufses gebildet werden. Von hier schreitet die Verdickung allmählich auch nach aufsen fort. Namentlich aber erhalten die Aufsenwände der Oberflächenzellen starke Verdickungen. Teile der Oberfläche des Fufses erscheinen meist höckerig aufgetrieben und die einzelnen Zellen schwach papillös nach aufsen gewölbt. Mit solcher Ausbildung des Fufses ist wohl die Thätigkeit dieses Saugorganes abgeschlossen und somit die Keimpflanze, wenn sie auch noch mit dem Prothallium im Zusammenhange steht, selbständig geworden und ganz auf ihre Wurzeln angewiesen. So ist es auch erklärlich, dafs zuweilen Prothallien, in denen mehrere starke Keimpflanzen mit ihrem Fufse haften, dennoch weiterwachsen und neue Keime erzeugen können (siehe z. B. Fig. 12 auf Taf. I, Fig. 17 auf Taf. II). Der Fufs bleibt in solchem Dauerzustande der Keimpflanze lange erhalten, so dafs er noch an älteren Pflanzen anzutreffen ist. Einmal fand ich ihn noch an einer schon 55 cm messenden Pflanze von L. annotinum.

Die Differenzierung des Gefäfscylinders beginnt in der Keimpflanze etwa dann, wenn der Stamm und die Wurzel das Prothallium eben durchbrochen haben, und zwar mit der Bildung der Erstlingstracheïden, welche vom Stämmchen in zusammenhängendem Bogen über dem Fufse seitlich in die Wurzel führen.

An seiner Basis zeigt das hypokotyle Stengelglied im Querschnitt zunächst einen diarchen Tracheïden-Körper. Die beiden seitlichen Tracheïdengruppen beginnen mit einigen im breiten Bogen aufgereihten Erstlingstracheïden. Die an diese nach innen anschliefsenden engen und weiten Treppentracheïden erreichen nicht die Mitte, sie werden getrennt durch die diametral dazwischen gelegten Bastelemente.

Die erste Wurzel entsteht, wie auch die übrigen Wurzeln, vor den Kanten zweier Tracheïdenbündel, und es setzen sich nun letztere von der Basis der Keimpflanze aus direkt in die beiden Tracheïdengruppen der Keimwurzel fort, wo sie auch bei dieser an den gleichen Seiten liegen und dieselbe Anordnung und Beschaffenheit zeigen.

Nach dem diarchen Tracheïden-Körper zeigen die Querschnitte der Keimpflanzen weiter aufwärts meist noch im hypokotylen Gliede drei, dann über den Keimblättern vier bis fünf Tracheïden-Gruppen, die peripherisch immer mit den Erstlingstracheïden beginnen, an welche sich nach innen radial die Treppentracheïden anschliefsen. Sie verlaufen, namentlich noch in dreiteiliger Form isoliert, schliefsen sich aber mit ihren grofsen Tracheïden aneinander und bilden einen im Querschnitt sternförmigen Gefäfskörper, oder, wie es der auf Tafel IV abgebildete Querschnitt zeigt, es vereinigen sich zwei gegenüberliegende Gefäfskörper zu einer Gefäfsplatte, an welcher noch ein dritter Anschlufs findet, während der vierte isoliert verläuft. Bei fünf Gefäfskörpern vereinigen sich meist drei einerseits und zwei anderseits. Überhaupt bietet der Verlauf der Tracheïden-Stränge in der Keimpflanze manche Unregelmäfsigkeiten dar, insofern als derselbe Strang abwechselnd bald isoliert, bald mit anderen vereinigt angetroffen werden kann.

Gleich nach der Bildung der engen Spiraltracheïden treten zwischen ihnen und zwar mehr nach innen, eben so viele englumige, mit etwas verdickten, stark lichtbrechenden Wänden versehene Bastelemente auf. Sie machen den Siebteil des Bündels aus. Wir haben also in unserer Keimpflanze, entsprechend der Zahl der Tracheïden-Gruppe, anfangs deren zwei, dann drei, vier und fünf Siebteile. Die übrigen dünnwandigen Zellen bilden das Parenchym des zentralen Bündelstranges.

Unmittelbar an die Spiraltracheïden grenzt peripherisch der Rindenkörper. Man unterscheidet hier deutlich unter den nicht gut in konzentrischen Kreisen angrenzenden Rindenelementen zunächst ein einzelliges Perikambium, darauf folgt eine ein oder zwei Zellen starke Endodermis mit verholzten Zellwänden. (Es finden sich dann und wann auch einige Zellen des Perikambiums verholzt vor.) Aufserhalb der Endodermis liegen die dickwandigen, getüpfelten Rindenelemente, die mit der Endodermis und dem Perikambium die innere Rinde des Stengels ausmachen.

Die aufserhalb an diese verdickten Rindenzellen anschliefsenden dünnwandigen, weiten Zellenelemente mit den luftführenden Zwischenräumen und den verdickten, peripherischen Zellen der Epidermis bilden die äufsere Rinde der Keimpflanzen. Der in Fig. 31 auf Tafel IV dargestellte Querschnitt, der unterhalb des Vegetationspunktes der Keimpflanze gewonnen wurde, soll uns noch über einige fragliche Punkte unterrichten. Er zeigt, wie die eben differenzierten Erstlingstracheïden an vier peripherischen Stellen des zentralen Gefäfsgliedes deutlich hervortreten. Die an diese von der Mitte her anschliefsenden gröfseren Zellen sind für die Anlage der Treppentracheïden bestimmt. Man erkennt ferner deutlich, dafs die oben und links unten befindlichen Treppentracheïden eine zusammenhängende Gefäfsplatte bilden werden, an welche die Tracheïdengruppe von rechts unten her Anschlufs erhält, wogegen die obere linke isoliert verlaufen wird.

Gleichzeitig bemerkt man, mit den Tracheïden alternierend, an vier Stellen die Erstlinge des Bastes (s). Das dem zentralen Gefäfscylinder sich anschliefsende Gewebe läfst eine Differenzierung nicht erkennen, vielmehr trifft man in den unmittelbar an die Erstlingstracheïden grenzenden Zellen tangentiale Teilungen an. Es sondern sich hier Perikambium und Endodermis, welche somit gleichen Ursprung haben.

Bemerken will ich noch, dafs van Tieghem das Perikambium dem Zentralcylinder zurechnet, aber mit Unrecht; es stellt die innerste Rindenschicht deswegen dar, weil entwicklungsgeschichtlich der Ursprung dieser Schicht mit den zunächst äufseren aus gemeinsamen Mutterzellen nachweisbar ist. Als Endodermis oder Pleromscheide beschreibt van Tieghem [1]) für die Gattung Lycopodium eine einzelne Schicht, welche sehr deutlich die charakteristischen, schwarzen „Casparyschen“ Punkte auf den Radialwänden des Querschnittes zeige. Diese so beschriebene Schicht wies ich schon früher einmal als nicht vorhanden zurück [2]), und Russow [3]), der mir beipflichtet, sagt, dafs solche hier überhaupt nicht vorkommen; er hält

1) Ann. d. sc. natur. 5. Série T. XIII p. 84.

2) Bruchmann, Über Anlage und Wachstum der Wurzeln von Lycopodium. Jen. Zeit. f. Nat. 1874 S. 545.

3) Russow, Betrachtungen über das Leitbündel. Dorpat 1875 p. 76.

für das Äquivalent der Endodermis eine 2- bis 3schichtige Scheide dünnwandiger, stark verholzter Zellen, aus denen eine Kräuselung ihrer radialen Wände zu keiner Zeit deutlich hervortrete. Van Tieghem [1]) beharrt aber auch später noch bei seiner alten, wenn auch nun etwas modifizierten Ansicht und behauptet, dafs die Endodermis im gewissen Zeitpunkte Faltungen trage, dafs später aber die Verholzung alle Wände derselben und auch die der folgenden Rindenschicht ergreife.

Die Form des Prothalliums von Lycopodium complanatum.

Das Prothallium dieser Lycopodium-Art (siehe Fig. 1 bis 24 auf Taf. V) stellt einen kleinen, chlorophyllosen, unterirdisch wachsenden, rübenförmigen Gewebekörper von recht festem Baue dar. Es steckt auch aufrecht wie eine Rübe im Erdreich und trägt an Stelle eines grünen Blätterbusches ein weifses Krönchen von sehr unregelmäfsig gestalteten, warzigen Wülsten, welches etwa $\frac{1}{8}$ bis $\frac{1}{3}$ der Länge des rübenförmigen Körperteiles ausmacht und von diesem äufserlich meist durch eine halsartige Einschnürung abgegliedert erscheint. Dieser stets weifse obere Teil des Prothalliums enthält die Geschlechtsorgane und tritt selbst bei ganz winzigen Prothallien deutlich hervor.

Der rübenförmige Prothallium-Körper selbst, der stets den gröfsten Teil des Prothalliums darstellt, ist in seiner jugendlichen Form weifs, später wird er gelblich und bei grofsen, alten Formen gelblich-braun und bräunlich. Sein nach unten sich konisch verjüngender Körper läuft immer in eine gut ausgebildete Spitze aus, die hier deutlicher als bei dem Prothallium von Lycopodium clavatum und L. annotinum hervortritt und auch meistens gekrümmt erscheint. Dieser Körperteil ist auf seiner ganzen Oberfläche mit sehr langen Haaren besetzt, die mit der Lupe deutlich erkannt werden können. Das Prothallium läfst sich schon wegen seiner Gröfse beim Durchwühlen des Bodens nicht übersehn, auch tritt es durch seine Farbe in dem

1) Ann. d. sc. natur. 7. Série T. VIII 1888 p. 553.

dunklen Erdreich gut hervor. Die gröfsten Formen erreichen eine Länge von 8 mm, selten mehr und haben dabei an den dicksten Stellen einen Durchmesser bis zu 4 mm. Das gröfste Prothallium meiner Ausbeute war das in Fig. 24 auf Taf. V in dreimaliger Vergröfserung dargestellte; es hatte 12 mm Länge bei 5 mm Dicke und hatte ein Gewicht von 0,15 gr.

Schon äufserlich, durch Form und Farbe, gliedert sich das Prothallium in zwei Hauptteile, in den grofsen mit Trichomen besetzten basalen oder rübenförmigen Teil, den wir als den vegetativen bezeichnen wollen, und in das am oberen Ende aufsitzende und meist durch eine Einschnürung abgegrenzte wulstige Krönchen von weifser Farbe, das den generativen Teil des Prothalliums ausmacht.

Wenn nun auch alle diese Prothallien ihrer Gestalt nach einer Rübe vergleichbar sind, so variieren sie doch dabei. Zuweilen zeigt ihr vegetativer Körper auffallend schlanke Form (z. B. in Fig. 2, 7, 13, 16), dann tritt er wieder in sehr gedrungener Gestalt auf (z. B. in Fig. 4, 5, 10, 15, 18, 19, 22 und 24). Bei einigen Prothallien ist er recht gerade (z. B. in Fig. 16), bei andern wieder auffallend krumm gewachsen (Fig. 1, 6 und 14). Seine Oberfläche erscheint bald voll und drall, bald mehr oder weniger höckrig gewellt, kurz unregelmäfsig ausgetrieben (Fig. 14, 19, 24). Sicher sind solche Formen durch den das Prothallium umschliefsenden Boden bedingt. Sehr unregelmäfsige Gestalten lieferten namentlich Bodenarten mit Steingeröll, und auffallend schlanke ergaben grofse Bodentiefen. Der generative Teil zeigt weniger hervortretende Verschiedenheiten. Seine meist auf zusammengedrängtem Grunde erzeugten warzigen Höcker wölben sich bald mehr, bald weniger deutlich und in verschiedener Gröfse hervor. Seltener findet man, und zwar nur bei alten Prothallien, den obern Teil derselben ein wenig verbreitert und zwei- oder dreiteilig ausgewachsen (Fig. 22 und 9).

Die Mehrzahl der Prothallien bringt nur eine Keimpflanze zur Entwickelung, jedoch traf ich auch mehrere Prothallien mit je zwei und einzelne sogar mit je drei Keimpflanzen an. Diese Prothallien sind wegen ihrer wenig ausgebreiteten generativen Fläche nicht befähigt, eine so grofse Anzahl von Keimpflanzen zu entwickeln, wie diejenigen von Lycopodium clavatum und L. annotinum. Wie schon aus der Form des Prothalliums von L. complanatum hervorgeht,

weichen sie von den zuerst beschriebenen beiden Arten erheblich ab. Sie gleichen überhaupt keiner bis dahin bekannten Prothalliumform der Lycopodien und liefern aufs neue einen Beitrag für die auffallend grofse Mannigfaltigkeit der Gestaltung der proembryonalen Generation dieser Gattung. Am meisten ähneln sie allerdings, ganz oberflächlich betrachtet, denen von L. cernuum und L. inundatum, bei welchen die Grundform gleichfalls annähernd kegelförmig ist. Auch für die abenteuerlichen, flachen Gebilde des Prothalliums von L. clavatum und L. annotinum habe ich hervorgehoben, dafs deren jugendliche Form gleichfalls kegelförmig sei; es dürfte daraus hervorgehen, dafs, so mannigfach uns auch diese generativen Formen entgegentreten, sie dennoch sich wenigstens äufserlich auf eine gleiche Grundform zurückführen lassen. Dieselbe entspricht mehr oder weniger annähernd der eines Kegels, und ihre nach abwärts gerichteten, meist gekrümmten Spitzen stellen den Anfang der Prothallien dar. Der nach aufwärts gerichtete stärkere Teil, welcher die Geschlechtsorgane trägt, schliefst das Prothallium verschieden ab. Er bildet eine stark ausgebreitete, unregelmäfsig gestaltete Fläche mit starkem Randwachstum (Prothallium von L. clavatum und L. annotinum) oder ist mehr zusammengedrängt (L. complanatum) oder auch zu Lappen- oder Laubbildung (L. cernuum und L. inundatum) oder zu strangartigen, cylindrischen, vegetativen und generativen Sprossen ausgewachsen (L. Phlegmaria).

Das Prothallium von Lycopodium complanatum entspricht seiner charakteristischen Beschaffenheit nach, wie aus weiterem noch hervorgehen wird, keinem der bekannten Prothallien-Typen, sondern stellt einen besonderen Typus dar, welchen ich als den Typus des Lycopodium complanatum bezeichnen will. Demselben wird sicher auch die generative Form von L. alpinum zuzurechnen sein, wie ich aus einem Prothalliumfragment und einigen Keimpflanzen dieser Art schliefse; auch läfst dies die Verwandtschaft der sporentragenden Formen dieser Arten erwarten.

Der Bau des Prothalliums von Lycopodium complanatum.

Der vegetative Gewebekörper dieses Prothalliums besitzt einen hochinteressanten Bau (siehe Fig. 25 auf Tafel V). Deutlich tritt bei

Längs- und Querschnitten durch diesen Körperteil wie auch bei den Prothallien des Typus von L. clavatum in konischer Form das zentrale Gewebe (c) hervor, welches nach oben auf ein meristematisches Gewebe des Prothalliumhalses führt und unten nach der Spitze des Prothalliums zu sich allmählich zuspitzt und schliefslich mit einer Zelle endet. Die Zellen dieses Gewebes sind arm an Inhalt, auch weitlumig wie beim oben behandelten Prothallium-Typus, erhalten aber hier in der Richtung der Längsachse dieser Kegelform ihren gröfsten Durchmesser.

Die das zentrale Gewebe einschliefsenden Mantelschichten lassen nur zwei deutlich zu unterscheidende Gewebearten erkennen, das Pallisaden- und das Rindengewebe. Das Pallisaden-Gewebe ist mit seinen auffallend engen und in radialer Richtung langgestreckten Zellen nach innen und aufsen scharf abgegrenzt und zeigt an den dicksten Stellen der Prothallien die längsten Zellen, die von da ab nach oben und unten allmählich kürzer werden. Die äufsere Schicht, das Rindengewebe, entspricht genau dem gleichbenannten der beiden schon besprochenen Prothallium-Arten, welche aufser einer Pallisadenschicht noch ein Speichergewebe besitzen, mit welchem ihr Gewebemantel an das zentrale Gewebe grenzt. Hier fehlt ein solches, und zur Speicherung der Reservestoffe dient die Pallisadenschicht. Sämtliche Zellen der Gewebe schliefsen lückenlos aneinander und stellen namentlich in dem eigenartigen Pallisadengewebe einen so festen radiären Bau dar, wie er bei der sexuellen Form der Pteridophyten einzig dastehen dürfte und von dem L. clavatum-Typus nur annähernd erreicht wird.

Die Spitze des Prothalliums weist diese Gewebesonderung noch nicht auf (Fig. 25s Tafel V). Dieser aus der keimenden Spore zuerst aufgebaute Teil besteht anfangs aus einigen Zellen, die dem Charakter des Rindengewebes entsprechen, alsbald aber tritt eine Differenzierung in zwei Gewebeschichten auf, zentral die Pallisadenzellen, welche anfänglich einschichtig, bald aber zwei- und mehrschichtig umgrenzt werden. Diese Pallisadenzellen der äufsersten Spitze sind anfänglich nicht radial, sondern mehr parallel, also tangential angeordnet. Erst wenn es zur Differenzierung der ersten Zellen des zentralen Gewebes in dem aus der Spore ausgewachsenen Gewebekörper kommt, tritt sofort die radiale Anordnung der Pallisadenzellen

auf. Schon von der äufsersten Spitze ab ist dieser Gewebekörper, der eine Vorstufe in der Entwicklung des Prothalliums darstellt, kreisrund und äufserlich nicht abgegliedert. Wir finden hier also, was auch für die Prothallien von Lycopodium clavatum und L. annotinum hervorgehoben wurde, dafs das Wachstum des aus der Spore sich bildenden Gewebekörpers die Differenzierung der Gewebe nach und nach eintreten läfst.

Das Rindengewebe beginnt bekanntlich in der Spitze mit nur einer Zelllage, bringt es aber bald auf mehrere und besitzt an den stärksten Stellen bis 8 Zellen Tiefe, die dann aufwärts auf wenige Zellen des Meristems am Halse des Prothalliums führen. Es kommt in ihm zu keiner reihenweisen Anordnung der Zellen, namentlich sind die inneren Zellen unregelmäfsig angeordnet und gegen das Pallisadengewebe vorgedrängt, so dafs, im Querschnitt wie im Längsschnitt gesehen, keine parallel zur Oberfläche verlaufende Grenzlinie gebildet wird. Nach der Spitze hin finden sich die Zellen des Rindengewebes in meist radial gestellten Reihen vor, woraus man erkennt, dafs sie sich durch tangentiale Teilung je einer Zelle gebildet haben. Die oberflächliche Schicht, die Epidermis (e), hat stark kutikularisierte äufsere Wände, und die aus ihr in geringer Zahl hervortretenden Wurzelhaare sind gleichfalls, mit Ausnahme ihrer äufseren Enden, starkwandig und entstehen akropetal in der Nähe des Meristems. Auch dem Zellinhalte nach gleicht dieses Gewebe dem entsprechenden des oben beschriebenen Typus, und derselbe Endophyt füllt auch diese Zellen mit seinen feinen Hyphen-Wickeln aus. Wie Fig. 25 auf Tafel V veranschaulicht, bewohnt er an der Prothalliumspitze das gesamte Gewebe dieser Art; weiter aufwärts bleibt er den peripherischen Zellen desselben fern, hält aber nach innen Zelle für Zelle besetzt und bildet so im vegetativen Prothallium-Körper einen eng geschlossenen Pilzmycelmantel. Er erzeugt auch hier in den Zellen oft in reicher Menge bis zum Meristem hinauf die schon beschriebenen Sphaerome. Sie sind auch hier meist arm an Inhalt und manchmal zu zwei bis drei Stück von verschiedener Gröfse in den Zellen anzutreffen. Durch einzelne der starkwandigen Wurzelhaare, die der Pilz in einzelnen Fällen ihrer ganzen Länge nach durchzieht, steht er mit der Aufsenwelt in Verbindung und bildet in deren Basis ein verzweigtes Mycel. Seine interkalare Be-

hausung schliefsen nach dem Inneren des Prothalliums die innersten Zellen des Rindengewebes ab. Während er bei den schon besprochenen Prothallien noch in gleicher Weise die Pallisadenzellen bewohnt, vermag er in dieser für die Speicherung verwendeten Schicht seine Fäden nur zwischen die Zellwände derselben zu drängen, ohne den aufgespeicherten Inhalt merkbar zu vermindern. Auch hier bildet er zwischen den Zellwänden seine oft auffallend grofsen Sphaerome in länglich runder Form (Fig. 25 und 27 Tafel V). Über die Bedeutung dieser Endophyten für seinen Wirt gilt das für die oben besprochenen Prothallien bereits Gesagte (siehe S. 25 u. f.).

Die Pallisadenschicht (p) besteht meist aus einzelnen in radialer Richtung auffallend langgestreckten, dünnen Zellen, deren Länge das 40- bis 50fache ihres Querdurchmessers ausmachen kann. Verfolgt man diese Zellschicht an einem Medianschnitte von ihrer gröfsten Ausdehnung ab aufwärts bis in das Meristem des Prothalliums, so ergiebt sich, dafs hauptsächlich die interkalare Streckung der Zellen dieser Schicht in radialer Richtung dem Prothallium seine Form giebt. Neben der Funktion der Festigung hat diese Zellschicht noch, wie schon erwähnt, die der Speicherung der Reservestoffe übernommen. Es finden sich in diesen Zellen ganz dieselben Nährstoffe vor, die schon für die vorher beschriebenen Prothallien hervorgehoben wurden. Gleich nach der Entstehung aus dem Meristem wird in den noch kurzen Zellen mit der Speicherung der Reservestoffe begonnen und damit während der Streckung fortgefahren. Gerade von den jüngeren Trichomen und vielleicht auch von anderen Zellen der Oberfläche werden sie aus dem Humus entnommen und von dem Mycel des Endophyten, dessen Mantel diese Stoffe vor ihrer Aufspeicherung durchdringen müssen, zum Nutzen der Pflanze verarbeitet. Gewonnen werden also diese Reservestoffe in dem wachsenden Prothallium von oben, aber aufgebraucht von unten her. Aus den Pallisadenzellen der Spitze verschwinden sie zuerst, von da ab schreitet ihr Verbrauch allmählich aufwärts vor.

Dem Zentralgewebe fällt, wie ich annehme, mit seinen senkrecht gestreckten Zellen die Aufwärtsführung der gelösten Nährstoffe, also die Stoffleitung zu. Es erinnert dies Gewebe der Prothalliumachse an den Zentralstrang der Stengel einiger Laubmoose, und meiner Ansicht nach dürfte dieser Prothalliumform und damit

auch den anderen der Gattung Lycopodium der morphologische Wert eines, wenn auch durch saprophytische Lebensweise zurückgebildeten Stammes nicht abgesprochen werden können.

Sehr schön veranschaulicht ein Querschnitt den radiären Bau dieses vegetativen Prothalliumteiles, der stets in Kreisform gewonnen wird. Derselbe zeigt achsil das zentrale Gewebe, einem kreisförmigen, grofszelligen, polygonalen Markgewebe vergleichbar, dessen Zellen peripherisch an Gröfse abnehmen. Auf diesem stehen in Form eines Kreisringes die radial gestreckten, engen Zellen des Pallisadengewebes (intercellulär die Hyphen und Sphaerome führend), meist eine Zelllage stark. Umgeben wird dieses Gewebe von der Rindenschicht, die mit ihren unregelmäfsigen Vorsprüngen in das Pallisadengewebe hineindrängt. Nur in ihren äufseren Schichten findet sich eine konzentrische Reihenbildung der Zellen angebahnt. Sie beherbergt die Hyphen-Nester und die Sphaerome des Endophyten im Zellinnern. Endlich umschliefst zu äufserst die Epidermis mit der kutikularisierten Aufsenschicht und den langen Trichomen diese Gewebe.

In einer gemeinsamen, quer im Halsteile des Prothalliums befindlichen Meristemzone finden die Gewebe desselben ihren Ursprung, und zwar scheidet sich nach unten aus dem zentralen Teile des Meristems das zentrale und aus dem peripherischen Teile das Mantelgewebe ab, während zugleich nach oben hin das generative hervorgebildet wird. Am wichtigsten ist der peripherische an der Einschnürung des Halses gelegene Teil, aus dem die Geschlechtsorgane immer aufs neue entstehen (m). Die Erschnürung hier entspricht der Furche der oben betrachteten Prothallien, sie entsteht auch hier durch eine unterschiedliche Wachstumsweise der vegetativen und generativen Prothallienteile. An geschützter, dem Drucke des Erdreiches nicht preisgegebener Stelle finden sich die dünnwandigsten Zellen des peripherischen Meristems, welche je nach Bedürfnis neben radialen Teilungen, der Zunahme des Prothalliums an Umfang entsprechend, auch tangentiale eingehen.

Man kann hier ebenso wenig, wie schon bei den besprochenen Prothallien gezeigt wurde, die Bildung sämtlicher Gewebe direkt aus den Teilungen einzelner Initialen des Prothalliumrandes ableiten, wie es Treub bei den Sprossungen des Prothalliums von L. Phlegmaria

gelang. Das zentrale Gewebe führt auf den mittleren, die Mantelschichten auf den peripherischen Teil der gemeinsamen queren Meristemzone. Besonders bemerkbar ist die Differenzierung der im Längsschnitt parallel gelagerten Pallisadenzellen, welche schon früh in der Meristemschicht durch ihre Länge hervortreten. Ihr akropetales Wachstum besteht der Hauptsache nach in einer radialen Streckung und parallelen Längsteilung (siehe Fig. 26 und 27), so dafs sich diese Zellen schon früh zwischen das zentrale und das Rindengewebe stemmen und letzteres radial nach aufsen drängen.

Über die Differenzierung des Rindengewebes und die Bildung der Trichome ist hier zu dem schon früher Gesagten Bemerkenswertes nicht hinzuzufügen. Der Hauptsache nach unterscheidet sich das Wachstum dieses Prothalliums nicht wesentlich von dem des L. clavatum und L. annotinum. Denkt man sich eine solche mehr auf die Bildung eines hohen Prothalliumkörpers führende Wachstumsweise auf diejenige zur Gewinnung einer flachen Form übertragen, so würde nur die Thätigkeit des mittleren Meristems zu beschränken sein, dagegen die des Randes in einer ergiebigeren Weise zum Ausdruck kommen müssen.

Auch eine Art von Regeneration der meristematischen Randstellen traf ich an. Es fand sich in einigen Fällen, dafs der Endophyt des Rindengewebes, welcher sonst gleichsam respektvoll den Meristempartieen fern bleibt (siehe Fig. 26), doch in solche geraten war (vielleicht ermöglichten dies ungünstige Vegetationsbedingungen). In solchem Falle, welchen Fig. 27 darstellt, findet man den Endophyten nicht nur im Rindengewebe zur Meristemzone hinaufgestiegen, wo er durch seine Hyphennester von dem Zellinnern Besitz genommen und seine Sphaerome entwickelt hat, sondern er ist in gleicher Höhe auch intercellulär ins Pallisadengewebe eingedrungen und hat Sphaerome gebildet. Dann wird bei neuer Wachstumsregung von den peripherischen Meristemzellen durch tangentiale und radiale Teilung ein Höcker hervorgebildet (h), in welchem die weitere Differenzierung der Gewebe hinaufgeführt und namentlich durch die der Pallisadenzellen bemerkt wird (Fig. 27 Taf. V). Bei dem eintretenden interkalaren Wachstum flachen sich solche Höcker wohl noch etwas ab, bleiben aber immer bei einigen Prothallien als höckerige Bildungen am vegetativen Teile derselben bemerkbar.

Die Geschlechtsorgane des Prothalliums von Lycopodium complanatum.

Das Prothallium von L. complanatum bringt zur Erzeugung seiner Geschlechtsorgane nicht so viel Oberfläche hervor wie die des obigen Typus. Die Bildung von Antheridien herrscht auch hier in grofsem Mafse vor. An vielen Prothallien, namentlich den aus grofser Tiefe stammenden fanden sich nur Antheridien vor. Dagegen traf ich keines an, welches ausschliefslich Archegonien besafs; wenn solche dem Anscheine nach allein vorhanden waren, so zeigte eine genaue Prüfung immer noch kleine Antheridienbestände. Die Paraphysen fehlen hier.

Wie man an Fig. 25 auf Tafel V sieht, besteht das generative Gewebe aus einem feinwandigen Zellkörper, dessen Zellen von der queren Meristemzone des Prothalliums aus in meist strahlig geordneten Reihen auf die Geschlechtsorgane seiner Oberfläche und zwar achsil auf die ältesten Gebilde dieser Art führen. Solche sind in der Regel Antheridien, auf welche rings herum in zentrifugaler Folge die nächst jüngeren geschlechtlichen Gebilde sich vorfinden, so dafs die dem Prothalliumhalse am nächsten stehenden die jüngsten sind. Wenn nun auch, wie die Zeichnung (Fig. 25) zeigt, die ältesten Antheridien ihre Spermatozoïden längst entleert haben und verschleimten, so bleibt dennoch das generative Gewebe, vielleicht infolge Verschleimung seiner äufsersten Zellen, an solcher Stelle gut erhalten und, wie es scheint, gegen eine Zerstörung des Prothalliums von aufsen her geschützt. Die ersten Geschlechtsorgane werden offenbar schon von sehr jugendlichen Prothalliumformen erzeugt, selbst die kleinsten der gefundenen Prothallien von kaum 1,2 mm Länge besafsen solche. Sie entstanden auf der Mitte der oberen Fläche derselben und wurden durch den aufrechten Wuchs des Prothalliums emporgetragen. Die weiteren Bildungen solcher Organe erfolgen von da ab stets rings herum am Rande, wie es auch bei obigem Typus der Fall war.

Die Antheridienbestände stellen warzige, weifsliche Wülste dar, die sich meist durch Furchen voneinander gliedern, in welchen denn auch die einzelnen Antheridien wenig über die Prothallium-Ober-

fläche hervortreten (siehe Fig. 23 und 25). Sie bilden sich am häufigsten während der feuchten Jahreszeiten, und Prothallien dieser Art, die ich pflegte und dabei feucht hielt, trieben alsbald eine Anzahl solcher warziger Antheridienhöcker rings herum radial an ihrem Halse hervor.

Die Entstehung solcher Bestände beginnt mit dem Hervorwölben eines Zellwulstes am meristematischen Randteile des Prothalliums (h in Fig. 25 und 26 auf Tafel V). Zunächst wächst an dieser Stelle eine Partie Zellen, welche unmittelbar an die letzte Neubildung dieser Art grenzt, radial hervor, geht fleifsig radiale und tangentiale Teilungen ein, ohne dafs eine solche Ausbildung einer besondern Initialgruppe zugeschrieben werden könnte. Alle oberflächlichen Zellen dieser Protuberanz wachsen und teilen sich in gleicher Weise, diejenigen am regsten, welche den gröfsten Abstand vom Prothallium erreichen müssen. Hat ein solcher Höcker eine gewisse, meist noch unbedeutende Gröfse erreicht, so beginnt in einzelnen Zellen seiner Oberfläche die Anlage der Antheridien in derselben Weise, wie sie oben für die Prothallien des L. clavatum und L. annotinum dargethan wurde und auch für die exotischen Prothallien durch Treub bekannt geworden ist. Die Ausbildung der Antheridien in solchem Höcker verursacht eine Auftreibung desselben. Es bildet sich ein Antheridienhügel, dessen Antheridien dicht gedrängt bei einander liegen und durch gegenseitigen Druck einander in der Entwicklung ihrer Formen beeinflussen (an Fig. 25). Meist sind sie von einander und stellenweise auch von der Oberfläche nur durch eine einzelne Zellschicht geschieden. Die mittleren Höcker sind die gröfseren, die seitlichen bringen es meist nur zu geringem Umfange.

Nicht unerwähnt sollen noch solche Antheridien bleiben, die an Stelle der gewöhnlichen Oberflächenschicht mit den bekannten Teilungen der Deckzellen abnorm einen den Archegonien ähnlichen Hals tragen (Fig. 28). Ich traf diese Bildungen einigemal an und zwar in solchen Fällen, wo das Prothallium in der Ausbildung der Geschlechtsorgane von der der Archegonien zu der der Antheridien überging. Während die Entwicklung der Spermatozoïdenmutterzellen eine normale war und, wie mir schien, durch die Teilungen der Eizelle und auch einiger angrenzender Halskanalzellen erzeugt wurden, führte hier die oberflächliche Ausbildung von einem echten Archegoniumhalse des ersten unmittelbar auf das letzte Archegonium folgenden

Antheridiums weiter zu immer kürzeren derartigen Krönungen, bis endlich die normale Form entstand. Eine mittlere Form solcher Bildungen stellt Fig. 28 dar.

Die Spermatozoïden gleichen genau denen von L. clavatum und L. annotinum (Fig. 11, Tafel III), auch trifft man fast in jeder Jahreszeit reife an. Haben die Antheridien die gewünschte Reife noch nicht, so kann man selbst das an seinem generativen Teile schon angeschnittene Prothallium durch weitere Kultur zur Ausreifung der Antheridien bringen. Auch weitere Abtrennungen von Antheridien für solche Untersuchungen töten das Prothallium nicht.

Die Archegonien finden sich nicht auf allen Prothallien vor, wo sie aber gebildet werden, entstehen sie zahlreich und nahe bei einander. Sie besitzen einen eingesenkten Bauchteil und treten mit einem auffallend langen Halse über die Oberfläche des generativen Prothalliumteiles hervor, welcher hinsichtlich der Zahl seiner Kanalzellen (8—14) noch die der Archegonien von L. clavatum und L. annotinum übertrifft (ar in Fig. 25). Die Halszellen sind auch hier am basalen Teile mehrschichtig und bilden nur oben eine einschichtige Röhre um die achsile Zellreihe von 4 bis 6 Zellen im Querschnitt. Die Entwicklung der Archegonien stimmt mit der der anderen Arten überein, auch verschleimen bei ihrer Reife die oberen Teile, werden abgestofsen, und die Überreste derselben erscheinen mit dem dunklen Inhalte in ihrem Kanale wie Schlotruinen und bleiben so meist während der Lebensdauer der Prothallien erhalten.

Die embryonale Entwicklung vermochte ich an meinem Prothallium-Material nicht lückenlos zu verfolgen. Nach dem aber, was ich fand, dürfte dieselbe mit der des L. clavatum-Typus ganz übereinstimmen. Sicher ist, dafs auch hier, wie ich in mehreren Fällen beobachtete, die befruchtete Eizelle sich zuerst in der oben besprochenen Weise vergröfsert, bevor sie ihre erste Teilung eingeht, und in ihrer ersten Entwicklungsperiode den Grundbau derartig anlegt, wie es wohl bei den Keimen aller Lycopodien geschieht. An Keimen, die im Begriffe standen, das Prothallium zu durchbrechen, fand ich gleiche Form und Gliederung, wie an den gleichalterigen von L. clavatum und L. annotinum, woraus ich schliefse, dafs auch ihre zweite und dritte Entwicklungsperiode mit diesen übereinstimmen dürften.

Die Keimpflanzen von Lycopodium complanatum.

Die aus der Tiefe des Erdreichs emporstrebenden Keimpflänzchen haben, wie die des vorhergehenden Typus, zunächst eine bedeutende, bei einzelnen gewifs mehrere Jahre in Anspruch nehmende Pionierarbeit auszuführen, bevor sie die Erdoberfläche erreichen. Ihre vielfachen und unregelmäfsigen Abweichungen von der direkten Richtung (siehe Fig. 10—12 und 20 auf Tafel V) beweisen, dafs der das Erdreich durchbohrende Scheitel bei seiner Arbeit vielfachen Hindernissen begegnete.

Der unterirdische Teil der Keimpflanze ist weifs und trägt zarte Blattschüppchen in lockerer, spiraliger Anordnung von derselben Beschaffenheit wie die von L. clavatum und L. annotinum. Das erste Paar derselben, welches am kurzen, etwa 1 mm langen Hypokotyl einander gegenübergestellt erscheint, macht auch hier das Keimblättchen-Paar der Keimpflanze aus. Es unterscheidet sich nicht von den folgenden Schüppchen und erhält auch wie diese nicht die einfachsten Bündelelemente.

Erst an der Erdoberfläche ergrünt die Keimpflanze, und es entwickelt der oberirdische Teil derselben in einfacher oder verzweigter Form zunächst eine Belaubung von linealisch-lanzettlichen, spitzen, herablaufenden, ganzrandigen Blättchen in meist lockerer, spiraliger Anordnung (Fig. 11 und 12 auf Tafel V). Allmählich aber wächst die Keimpflanze in plattgedrückte, sich gabelnde Zweige aus mit an der Basis ungleich gestalteten und an der Stengelkante gekielten Blättern.

Der Fufs wird wie bei den Keimpflanzen des Typus L. clavatum zu einem ansehnlichen, kugeligen Saugorgan entwickelt, er weist aber mehr als diese eine unregelmäfsige, warzenartige Hervortreibung von Gewebepartieen seiner Oberfläche auf. Nach seiner endgültigen Ausbildung haben seine Zellen mit denen des gleichen Organes die im obigen Typus hervorgehobene Beschaffenheit erhalten.

Auch in dem Zentralcylinder der Keimpflanze bilden sich, wie bei den oben beschriebenen Arten, über dem Fufse, an der Austrittsstelle der Wurzel, zunächst zwei breite, seitliche Tracheïden-Gruppen mit zwei diametral dazwischen liegenden Bastteilen. Weiter

aufwärts trifft man 3, 4 und 5 immer nach aufsen breite Tracheïdenbündel, die in der zentripetalen Entwicklung ihrer Gefäfse meist zu strahligen Sternen zusammentreffen. Mit den Tracheïden-Gruppen wechseln ebenso viele enge Bastgruppen ab, vor welchen die Wurzeln ihre Anlage finden.

Umgeben wird der Zentralcylinder von der Rinde, deren innerste Schichten das Perikambium und die Endodermis bilden. Der übrige Teil der inneren Rinde besteht aus stark verdickten Zellen, die äufsere Rinde dagegen aus dünnwandigen Zellen, die grofse Lufträume bilden. Die Epidermis ist stark kutikularisiert.

Recht charakteristisch für diese Keimpflanze sind die vielen scheinbar adventiven Sprossungen, die sich namentlich an den unterirdischen Teilen derselben recht bemerkbar machen. Man kann bis 8 und mehr solcher Bildungen antreffen (K in den Fig. 10—12, 20 und 21 auf Tafel V), welche vereinzelt auch bei den Keimpflanzen von L. clavatum und L. annotinum, namentlich bei letzteren vorkommen.

Wie ich schon für solche Sprossungen an L. inundatum [1]) nachgewiesen habe, sind sie nur scheinbar adventiven Ursprungs. Ich nannte dieselben Pseudo-Adventivknospen, und mit solchen Bildungen haben wir es auch hier zu thun. Überhaupt dürfte unseren Lycopodien (und auch den Selaginellen) die Fähigkeit, später an der Achse seitliche, exogene Knospen hervorzubringen, fehlen, da ein sekundärer Anschlufs derselben an das zentrale Leitbündel durch die mit Lufträumen ausgestattete Rinde hindurch undenkbar ist.

Untersucht man junge, unterirdische Keimpflanzen dieser Art, so lassen sie derartige Bildungen noch nicht ohne weiteres erkennen; nachdem man sie aber in Glycerin oder Kalilauge durchsichtig gemacht hat, finden sich solche Knospen an verschiedenen Stellen von Blattschuppen eingeschlossen an ihnen vor. Ihren Ursprung nehmen diese stets wie alle übrigen Verzweigungen am Vegetationskegel vor der jüngsten Blattanlage.

Die Verzweigungen der Keimpflanze sind aber Gabelungen mit Hervorbildung zweier ungleich starker Sprosse. Während aber der Hauptsprofs kräftig in der Richtung der Mutterachse weiter wächst,

---

1) a. a. O. S. 534.

erscheint der mehr oder weniger schwache und im Wachstum zurückbleibende Sprofs seitlich verschoben. Vermag er dennoch dem stärkeren, wenn auch langsamer, im Wachstum zu folgen, so erscheint er äufserlich als eine laterale Auszweigung der Keimpflanze. Bleibt er dagegen als eine sehr unscheinbare Anlage mit kümmerlicher Weiterbildung (pa in Fig. 29 und 30), die meist nur einige Blattschüppchen entwickelt, an der Keimpflanze verborgen, um erst später, zu einem kräftigen Wachstum angeregt, hervorzutreten, so bietet er die Erscheinung eines adventiven Sprosses dar, welche aber in Wirklichkeit eine pseudo-adventive Art ist.

Wie bekannt, treten neben diesen hier hervorgehobenen Verzweigungsarten auch solche in reinster dichotomischer Form auf, bei welchen es also zu einer Erzeugung von zwei gleich starken Sprossen kommt [1]). Aber alle diese Verzweigungen sind verwandt und wenn auch scheinbar monopodial, so doch ihrem Ursprunge nach auf Dichotomie zurückführbar, wie ich es auch bei Sel. spinulosa A. B. fand [2]).

Die Pseudo-Adventivsprosse entstehen unabhängig von der Blattstellung der Mutterpflanze, sie erhalten von den Blättern derselben ihre erste Deckung, auch entwickeln sie sich solche Schutzorgane selbst und werden nach einer guten Bewurzelung der Keimpflanze zu kräftigem Wachstum angeregt. Zunächst schreiten sie dann meist zur Anlage einer eigenen Wurzel. (Fig. 31, Taf. V.) Diese entsteht ganz nahe ihrem Scheitel und tritt manchmal in einer solchen Stärke hervor, dafs die Pseudo-Adventivknospe als ein geringer Anhang derselben leicht übersehen werden kann. Aber in der Weiterentwickelung solcher Knospen zeigt sich bald, dafs sie, ihrem Ursprunge nach zwar unscheinbar, nunmehr aber zu unterirdisch kriechenden Hauptachsen ausgebildet werden können, welche recht rege sich reich verzweigende, starke Seitensprosse an die Erdoberfläche treiben, die an ihrem unterirdischen Teile auch scheinbare adventive Knospen aufweisen. Man kann sich nun leicht vorstellen, wie von einer zarten, einfachen oder mit mehreren Verzweigungen an die Erdoberfläche tretenden Keimpflanze aus unter der Erdober-

1) Hegelmeier, Zur Morphologie der Gattung Lycopodium. Bot. Zeit. 1872, S. 808 ff.

2) Bruchmann, Unters. über Selaginella spinulosa. 1897.

fläche nach verschiedenen Richtungen hin mehrere an Stärke zunehmende Hauptachsen fortwachsen, die ihre zahlreichen, büschlige Verzweigungen bildenden, kräftigen Triebe mit entwickelungsfähigen Pseudo-Adventivknospen an die Oberfläche entsenden und so eine dichte Staude oder einen Busch bilden, an welchem später die Keimpflanze selbst den schwächsten kaum wieder erkennbaren Teil ausmacht. Es vermögen Keimpflanzen dieses Lycopodium-Typus für eine Neubesiedlung ihrer Art aufserordentlich gut einzutreten. Was das Prothallium mit seiner geringen generativen Oberfläche in Bezug auf Hervorbringung der Keimpflanzenzahl, also in Bezug auf die generative Vermehrung hinter dem Typus von L. clavatum zurückbleibt, das gleicht die Keimpflauze durch ihre reiche vegetive Vermehrung wieder aus.

Über die Wurzeln der Lycopodien.

Die Keimpflanzen der Lycopodien bieten ein recht geeignetes Material zum Studium der Bildungsgeschichte ihrer Wurzeln dar, welche nach den darüber erschienenen Ansichten von van Tieghem und Douliot [1]) einer nochmaligen Prüfung zu unterziehen mir nicht überflüssig erscheint.

Über das Wachstum und die Verzweigung der Wurzeln können wir uns hier kurz fassen [2]).

Wie man weifs, gelangten Nägeli und Leitgeb [3]) zu der Auffassung, dafs dieser Wurzelkörper, wie bei den Farnen, durch eine keilförmig in das Gewebe eingesenkte Scheitelzelle aufgebaut werde. Reinke [4]) dagegen fand solche nicht, doch hält er das Wachstum dieser Wurzeln mit einer Scheitelzelle in ihrer Jugend nicht für ausgeschlossen; ihre Thätigkeit aber erlösche bald und werde durch interkalare Zellbildung ersetzt. Die Ansicht von Strasburger [5])

---

1) Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. des sc. nat. 7. sér. T. VIII, 1.

2) Näheres darüber siehe: Bruchmann, Über Anlage und Wachstum der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VIII S. 522. 1874.

3) Beiträge z. wiss. Bot. Heft IV, 1868 S. 117. Fig. 12 auf Tafel 17.

4) Nachrichten v. d. K. Ges. d. Wiss. 1871 No. 21 S. 531 und Morphologische Abh. Leipzig 1873, S. 2.

5) Conif. u. Gnet. I. Aufl. Jena 1872, S. 355. Fig. 32 auf Tafel 25.

über das Wachstum dieser Wurzelkörper kam der Wirklichkeit sehr nahe; er nahm für den Aufbau derselben in ihrer Scheitelregion drei gesonderte Meristemgruppen an: zentral das Plerom, überwölbt und umschlossen von dem Periblem, darüber eine Initialschicht (ein Kalyptro-Dermatogen), aus der durch tangentiale und radiale Teilungen das Kalyptrogen und Dermatogen einen gemeinsamen Ursprung nehmen. Endlich stellte ich fest, dafs das einschichtige Dermatogen in einer kontinuierlichen Reihe den Wurzelscheitel überzieht, also keine tangentiale Teilungen aufweist, und die Wurzelhaube gesondert durch eine selbständige Kalyptrogenschicht aufgebaut wird, dafs man also in der Spitze einer Lycopodium-Wurzel nicht drei, sondern vier getrennt wachsende Meristeme vorfindet: ein Plerom, ein Periblem, ein Dermatogen und ein Kalyptrogen [1]).

Die Verzweigung der Wurzeln, die bekanntlich eine sehr reiche ist, stellte ich, wie auch die des Stammes, als eine dichotomische oder als eine auf Dichotomie zurückführbare auch für solche Fälle fest, bei welcher sie, dem Äufseren nach zu urteilen, monopodial erscheint [2]). Es bezog sich diese Darlegung jedoch nur auf die Wurzeln von Lycopodium inundatum, welche Art die echte Gabelung, also die Spaltung des Scheitels in zwei meist gleichwertige Zweige vornimmt, wie solche auch Lycopodium Selago gut darstellt.

Wie gestaltet sich aber die Verzweigung der Wurzeln unserer grofsen Arten, nämlich die von L. clavatum, L. annotinum, L. complanatum und L. alpinum? Ihre auf der Unterseite der Stengel endogen in akropetaler Folge hervortretenden starken Wurzeln zeigen scheinbar ganz deutlich ausgeprägte monopodiale Verzweigungen. Dieselben konnten deswegen bis dahin nicht klargelegt werden, da diese starken Arten ein zur Untersuchung nur höchst ungünstiges Material abgeben.

Die Wurzeln dieser Arten, die sich von der Bauchseite der kriechenden Stengel her gleich einer Pfahlwurzel in das Erdreich bohren, würden sich für solche Pionierarbeit schwächen, falls sie ihre Spitze fortgesetzt in zwei gleich starke Äste gabelten; sie gehen da-

1) Vgl. a. a. O. S. 542 und Fig. 8 auf Tafel XXII.
2) Vgl. a. a. O. S. 546 u. f. und Fig. 10 u. 11 auf Tafel XXIII.

her bei ihrem Vordringen in den oft dichten Boden zweckmäſsig nur kleine Auszweigungen ein, die in unregelmäſsiger Folge an ihren Seiten hervortreten, wobei die bohrende Hauptwurzel nur allmählich von ihrer ursprünglichen Stärke verliert. Die Wurzelzweige erster Ordnung verzweigen sich ähnlich der Hauptwurzel weiter u. s. f., wobei aber bei den weiteren Verzweigungen die sich bildenden Äste immer mehr in ihrer Stärke sich einander nähern, bis dann in den letzteren auch endlich echte Dichotomie auftritt.

Die Keimpflanzen der in Frage stehenden Lycopodien zeigen in ihren ersten Seitenwurzeln dieselbe Verzweigungsweise wie die der älteren Pflanzen, bieten aber durch die geringere Stärke derselben ein recht günstiges Material für die Untersuchung dar. Es ist allerdings nicht leicht, junge Anlagen solcher Verzweigungen im medianen Längsschnitte zu gewinnen, da bei der unregelmäſsigen Abzweigung der kleinen seitlichen Wurzeln eine in Aussicht stehende Verzweigungsebene nicht sicher bestimmt werden kann. Aber da es zuweilen vorkommt, daſs sich die Auszweigungen an der Hauptwurzel in derselben Ebene wiederholen, so gelingt es bei einiger Ausdauer, gute Präparate zu erhalten, wenn man die Schnitte durch die letzte eben noch erkennbare Verzweigungsebene führt.

Fig. 32 auf Taf. V stellt einen Medianschnitt durch die Spitze einer Hauptwurzel mit zwei jungen seitlichen Auszweigungen dar. Wie die jüngste derselben zeigt, entsteht auch diese Art der Verzweigung nahe an der Spitze der Hauptwurzel, wird aber nur durch eine unbedeutende seitliche Verbreiterung des Hauptscheitels eingeleitet, wobei derselbe fast gar nicht aus der ursprünglichen Richtung der Hauptachse verschoben wird, sondern in ihr fortwächst, während die kleine Anlage, die in ihrer Entwickelung zurückbleibt, sich als scheinbar seitliche Bildung der meristematischen Wurzelspitze zeigt. Sonst unterscheidet sie sich in ihrer Ausbildung nicht von der eines echt dichotomischen Gabelastes. Die Initiative für ihre Anlage sowohl als auch für ihre Hinaustreibung wird vom Plerom ergriffen, und die dasselbe überwölbenden Meristeme tragen diesem Drängen durch entsprechendes Wachstum Rechnung, wobei es noch bemerkenswert erscheint, daſs auch die äuſsere Periblemschicht solcher jungen Anlage tangentiale Teilungen eingeht. Das Kalyptrogen über solchen Bildungen ist plasmareich und leitet auch beim Beginn der Hervor-

wölbung der jungen Wurzel durch tangentiale Teilungen die Ausbildung einer besonderen Wurzelhaube für diese ein (kl in Fig. 32). Das Dermatogen bleibt einschichtig und teilt sich nur radial. Solche scheinbar laterale Verzweigung, bei welcher der Hauptscheitel jedesmal nur eine geringe Abspaltung seiner Stärke erleidet, ist, wie ihre Anlage beweist, immer noch als modifizierte Dichotomie oder als falsche monopodiale Verzweigung aufzufassen und beruht in der Ökonomie der Pflanze, welche, trotz dichotomischer Verzweigung ihrer Wurzeln, bei dem Verbrauche von wenig Baumaterial dennoch mit Erfolg tiefere Erdschichten erreicht und ausbeutet.

In einzelnen Fällen kommt solche junge Wurzelanlage über die in Fig. 32 rechts dargestellte Ausbildung nicht hinaus. Man findet sie dann analog den Pseudo-Adventivknospen der Sprosse in ihrer Entwickelung zurückgeblieben weit von der Spitze der Hauptwurzel an deren Seite noch als Anlage vor, von wo sie unter günstigen Bedingungen als falsche adventive Wurzel hervorgebildet werden kann.

Die weiteren Verzweigungen solcher seitlich von der Hauptwurzel abgegliederten Wurzeläste kommen schon der rein dichotomischen näher und bieten mannigfache Übergänge zu ihr dar. Eine solche Übergangsform stellt Fig. 33 im Längsschnitt dar. Wenn auch hier noch nicht eine völlig gleiche Zweiteilung der beiden Gabeläste auftritt, so zeigt sich doch bei ihrer Anlage, dafs hier die ursprüngliche Wachstumsachse erlischt und keiner der beiden Zweige, wenigstens bei der Entstehung, dieselbe fortsetzt, sondern beide in divergenter Richtung nach aufsen streben.

Endlich findet sich auch an dem Verzweigungssystem derselben Wurzel in Anlage und Ausbildung die reine Dichotomie, die Spaltung der Spitze in zwei gleiche Gabeläste vor, wie solche in ihrer Anlage durch Fig. 34 auf Taf. V dargestellt wird.

Schon aus dem Grunde, dafs diese Verzweigungen an derselben Pflanze, ja demselben Wurzelsystem vorkommen, sind wir genötigt, sie als einheitliche aufzufassen, so verschieden sie auch ihrer äufseren Form nach sich zeigen. Alle Verzweigungsarten der Lycopodien, sowohl die der Wurzel als auch die der Stengel, sind dichotomisch, entweder rein oder modifiziert dichotomisch, aber nicht rein monopodial, sondern falsch monopodial.

Van Tieghem und Douliot [1]) dagegen lassen es bei ihren Untersuchungen über die Wurzeln von Lycopodium unentschieden, ob die Auszweigung derselben dichotom oder durch Seitenwurzeln vollzogen wird, welch letztere nahe der Spitze endogene Anlage fänden. Dagegen soll es nach Angabe dieser Forscher sich bei den Verzweigungen der Wurzeln von Selaginella nur um eine seitliche Verzweigung handeln, die sich sehr nahe der Spitze vollziehe, wobei jedesmal der einzige Zweig, also die frühzeitige kleine Nebenwurzel, die Spitze der Mutterwurzel so weit seitlich treibe, dafs beide wie zwei Gabeläste auf der Hauptachse erschienen. Dafs die Verzweigungen, wie es meistens bei den dichotomischen üblich ist, in einander kreuzenden Ebenen auftreten, findet bei ihnen auch entsprechende Erklärung. Ich [2]) habe aber bei diesen Organen der Sel. spinulosa eine echte Dichotomie nachgewiesen und nehme auch für andere Arten, z. B. für Sel. Lyallii, solche, wenn auch vielfach mit Ausbildung zweier ungleicher Gabeläste, in Anspruch. Es sollte hierdurch nur hervorgehoben werden, dafs die Dichotomie auch in der Gattung Selaginella vorkommt und, wie ich vermute, meistens in Stengeln und Wurzeln die übliche Verzweigung sein dürfte. Wir haben in den jetzt noch lebenden Pflanzenarten von Lycopodium, Selaginella u. a. m. Reste sehr alter ehrwürdiger Pflanzenformen vor uns, welche zwar noch ihre ursprüngliche Verzweigungsweise, die dichotomische, beibehalten haben, aber durch die Modifikationen derselben einen Übergang von der rein dichotomischen in die monopodiale oder rispige der neueren Pflanzenfamilien als die bessere und praktischere darstellen.

Die Anlage der Wurzeln in den Stengeln von Lycopodium habe ich zuerst zum Gegenstande einer Untersuchung gemacht, und zwar an der für solche recht günstigen Art von L. inundatum [3]); ich kam zu folgendem Resultate: Die Wurzeln entstehen adventiv und endogen in akropetaler Folge in der Rinde der Bauchseite der kriechenden Stengel. Ihre Anlage wird im meristematischen Rindengewebe zuweilen schon vor der jüngsten Blattanlage, meistens aber gleich darnach eingeleitet und für ihre Ausbildung fast die ganze Rinde dieser

---

1) Ann. des. sc. nat. 7. sér. T. VIII p. 396 u. f.

2) Unters. ü. Sel. spinulosa A. B. S. 28.

3) a. a. O. S. 532 f. Tafel XXII Fig. 1—7.

Seite mit Ausnahme weniger äufserer Schichten verwendet. Die Rinde wird an solcher Stelle besonders reich mit Bildungsstoffen ausgestattet, aus welcher sich die Wurzelgewebe von innen nach aufsen differenzieren, wobei das Dermatogen, durch seine auffallend grofsen Zellen kenntlich, als einzelne Schicht die Anlage flach überzieht und, nachdem es durch tangentiale Teilung dem Kalyptrogen den Ursprung gegeben, nur noch radiale Teilungen eingeht. Die Wurzel ist also ein echtes Produkt der Rinde des Stammes.

Van Tieghem und Douliot aber gelangten durch ihre Studien der Wurzelanlage an derselben Pflanze zu einer ganz andern Auffassung [1]). Nach ihrer Ansicht nimmt die Lycopodien-Wurzel ihren Ursprung aus dem Perikambium (Pericyclus van Tieghems). Aus einer gewissen Anzahl von Zellen dieser Schicht nahe der Spitze soll die Anlage derselben hervorgehen, diese teile sich, nachdem sie sich radial gestreckt hat, zuerst tangential, dann scheide sich die äufsere Zellgruppe wieder tangential und sondere so Epidermis und Rinde, während aus den ungeteilten inneren Zellen das Plerom gebildet werde.

Die Endodermis des Stammes gebe dem Hervortreiben der jungen Wurzel in die Stammrinde hinein nach, und gerade die vollständige Umkleidung der Wurzelanlage mit einer Schicht gefalteter Endodermiszellen zeige den pericyklischen Ursprung solcher Wurzelanlage am besten. Gestützt wird diese Darlegung genannter Forscher durch eine Zeichnung [2]), welche mit der von mir auf Tafel VII in Fig. 48 dargestellten ziemlich übereinstimmt, bei welcher aber die Wurzelanlage von einer einzelnen Schicht einer Endodermis umzogen wird, die auf den radial zur Anlage gerichteten Wänden die schwarzen „Casparyschen" Punkte besitzt, so dafs die ganze Anlage im Längsschnitt T-förmig erscheint.

Die Wurzelanlagen in den Keimpflanzen von L. inundatum würden diese Frage am einfachsten lösen lassen. Leider sind mir solche nicht zur Hand, ich mufs mich also mit anderem Material behelfen. Zunächst will ich mir vorher einige Bemerkungen über die obige Auffassung solcher Wurzelanlage von van Tieghem und Douliot erlauben.

---

1) Ann. des sc. nat. 7. sér. T. VIII p. 553.

2) a. a. O. Pl. 40, Fig. 582.

Gerade bei L. inundatum tritt eine Differenzierung des embryonalen Meristems der Stengelspitze nicht sehr frühzeitig auf, auch die Rinde, welche nicht in dem Mafse lacunös wird wie bei anderen Arten, bleibt länger meristematisch. Wie kann man in solcher undifferenzierten starken Stammspitze Teilungen eines Perikambiums für eine Wurzelanlage erkennen wollen, so lange dieses noch nicht gesondert wurde? Ferner ist es nicht denkbar, dafs eine sich aus dem Perikambium entwickelnde Wurzel, die vom Zentralcylinder hinwegstrebt und die Stammrinde durchdringt, in dieser einen abgeplatteten Scheitel erhalte und dabei, wie die Zeichnung von van Tieghem und Douliot darlegt (Pl. 40 Fig. 582), mit der umgebenden Rinde wie mit einer gleichen Gewebsart im Zusammenhange beharre und schliefslich von den 12 bis 15 Rindenschichten des Stammes nur wenige (etwa 3) äufsere Zellschichten zu verdrängen und zu desorganisieren nötig habe. Wenn solche Anlage nach der Auffassung von van Tieghem und Douliot erfolgt, so müfste sie wie alle derartigen Bildungen einen konisch abgerundeten Scheitel erhalten und bei ihrem Wachstum in die Rinde hinein die ganze Rinde vorn und seitlich verdrängen und resorbieren, was nicht stattfindet. Auch ist eine die Anlage umschliefsende Endodermis nicht nachweisbar, wie denn überhaupt eine solche mit den Casparyschen Punkten von mir an den Lycopodien, wie schon angegeben, nicht beobachtet werden konnte.

Der unbefangene Beobachter, welcher bei der Anlage dieser Lycopodien-Wurzeln nicht durchaus Analogieen mit höheren Pflanzen finden will, wird bei der Betrachtung der von mir auf Grund einer nochmaligen Prüfung solcher Anlagen gewonnenen Bilder, nämlich der Figuren 46 bis 48 auf Tafel VII, zu einer anderen Ansicht als der von van Tieghem und Douliot irrtümlich aufgestellten gelangen müssen.

Man sieht bei der zuerst erkennbaren Wurzelanlage (Fig. 46 Tafel VII), wie die Zellen des ganzen Rindengewebes, welches die Wurzel nahe der Stammspitze bilden will und das zu diesem Zwecke reich mit Nährstoffen ausgestattet erscheint, allseitig wachsen und eine sanfte Wölbung erzeugen; gleichzeitig wird vom Zentralcylinder her durch das noch undifferenzierte Gewebe frühzeitig für einen Anschlufs solcher Bildung an demselben gesorgt. Darauf macht sich die Ausbildung des Pleroms der Anlage geltend; es entstehen in den

vom Zentralcylinder sich streckenden Rindenzellen Längsspaltungen, wodurch dessen Differenzierung erkennbar wird, und über demselben beginnen nun die Rindenzellen sich in flachen Bögen anzuordnen, unter welchen dann eine aus grofsen Zellen bestehende Schicht besonders auffällt (d in Fig. 48). Bevor diese Schicht sich zum eigentlichen Dermatogen differenziert, teilt sie sich tangential und erzeugt das Kalyptrogen (kl). Es mufs also dabei bleiben, dafs die Wurzel von L. inundatum als ein echtes Produkt der Rinde des Stammes anzusehen ist.

Die unterirdischen Teile der Keimpflanzen der hier in Frage kommenden Lycopodien bieten auch ein geeignetes Material für das Studium der Wurzelanlage. Sie erzeugen eine Reihe von Wurzeln, die meist in geringen Abständen einander folgen. Sogar das kurze, nur einige Millimeter messende hypokotyle Glied der Keimpflanzen kann aufser der ersten Keimwurzel noch eine zweite, in einigen Fällen auch noch eine dritte erzeugen. Obgleich hier die Wurzeln an verschiedenen Seiten der aufstrebenden Keimpflanze auftreten, so wird doch die Untersuchung ihrer Anlage dadurch erleichtert, dafs man dieselbe in dem weifsen Stämmchen mit der Lupe erkennen kann, wenn man das Alkoholmaterial solcher Keimpflanzen kurze Zeit in Glycerin legt. Es treten dann in dem durchscheinend gewordenen Stämmchen die mit ihrem dichten plasmatischen Inhalte versehenen jungen Anlagen durch ihren gelblichen Schein deutlich hervor.

Bei diesen Lycopodien wird die junge Wurzelanlage an der Stengelspitze nicht sehr früh, namentlich nicht schon vor einer jungen Blattanlage bemerkbar; auch beginnt hier die Differenzierung der äufseren Rinde des Stengels, welche die grofsen Lufträume auszubilden hat, frühzeitig, so dafs dieselbe nicht auch zur Anlage der Wurzel verwertet werden kann. Dieselbe beschränkt sich daher auf die Verwendung der inneren Rinde, wogegen für die Keimwurzel dieser Keimpflanzen, ferner für die sich schnell und früh bildenden Wurzelanlagen der Pseudo-Adventivknospen der Keimpflanzen von L. complanatum auch die länger embryonal bleibende äufsere Rinde mit Verwendung finden kann.

Wie die Querschnitte durch solche junge Wurzelanlage lehren, werden die Seitenwurzeln stets vor einem zwischen zwei benachbarten Tracheïden-Gruppen befindlichen Siebteile des Zentralcylinders

angelegt. Die beiden Tracheïden-Gruppen findet man immer durch solche Anlage peripherisch etwas auseinander gedrängt, was sich schon frühzeitig bei der Wurzelanlage an der Stellung der Erstlingstracheïden bemerkbar macht (Fig. 31 Tafel IV).

Solche Rindenpartieen des Stengels, in welchen die Wurzel gebildet wird, treten durch ihre dicht mit Protoplasma angefüllten Zellen aus der Umgebung deutlich hervor.

Wie nun der durch Fig. 31 auf Taf. IV dargestellte Querschnitt zeigt, wird die Bildung der Anlage durch tangentiale Teilungen in den äufseren Zellschichten der inneren Rinde eingeleitet. (In der Fig. 31 mit a bezeichnet.)

Es wurde zur Darstellung der Wurzelanlage ein Schnitt gewählt, der gleichzeitig auch die ersten Differenzierungen im Gefäfscylinder unzweifelhaft erkennen läfst. Wenn nun auch die Endodermis von dem Perikambium noch nicht geschieden angetroffen wird, so zeigt sich doch unzweifelhaft, dafs es zunächst nicht diese den Erstlingstracheïden angrenzenden innersten Rindenschichten, sondern aufserhalb derselben gelegene sind, die die Wurzelbildung einleiten.

Erst nach der Teilung in den äufseren Zellschichten der inneren Rinde nehmen auch die innersten Rindenschichten an der Bildung der Wurzel teil.

Die Siebgruppe, vor welcher die Wurzelanlage auftritt, wird meist nur schwach differenziert und richtet sich alsbald für den Anschlufs der Wurzelanlage an den Gefäfscylinder ein.

Die weitere Entwickelung solcher Wurzelanlagen ist aber besser im Längsschnitte zu verfolgen, da sich dieselben gerne frühzeitig schiefwinklig abwärts gerichtet zur aufstrebenden Stammachse der Keimpflanze stellen. Fig. 32 auf Taf. IV führt solche Ansicht vor. Wir finden nunmehr die Endodermis gegen die Seiten der Anlage differenziert und durch ihre verholzten Wände namentlich mittels einer Färbung mit Safranin deutlich erkennbar (Fig. 32 n), und es läfst sich so ihre Beteiligung in der Wurzelanlage feststellen. Sie tritt hier zweischichtig auf. Die in der Zeichnung der Anlage markierte stärkere Linie, welche die Endodermis zu beiden Seiten der Anlage verbindet, tritt in Wirklichkeit nicht hervor, sie soll nur ungefähr die Beteiligung der Endodermis an der jungen Wurzelanlage bemessen, und es zeigt sich, dafs dieselbe nicht gering ist, wenn

auch durch sie der Hauptsache nach die Basis der Anlage, nämlich die Verbindung der Spitze derselben mit dem Gefäfscylinder, hervorgebildet wird.

Der Perikambiumschicht nun (Fig. 32p Taf. IV), die nach van Tieghem und Douliot die alleinige Erzeugerin der ganzen Wurzelanlage sein soll, fällt die bescheidenste Aufgabe für die Anlage zu; sie wie denn auch die angrenzenden Bastelemente sorgen für den Anschlufs der Wurzel an den Zentralcylinder des Stammes.

Die Differenzierung der Gewebe an der Spitze der Wurzelanlage schreitet langsam und zwar auch hier von innen nach aufsen vor. Die äufsere Schicht der inneren Rinde des sich bildenden Höckers der Anlage fällt durch die Verdickung ihrer äufseren Wände auf. Ihre tangential nach aufsen abgegliederten Zellen stellen die äufsersten Kuppen der Wurzelhaube in dem jungen Wurzelhöcker dar, der durch sein Hervordrängen die dünnwandigen Schichten der äufseren Rinde zusammenprefst und erst dann weitere Gewebedifferenzierung erkennen läfst, wenn er nahe daran ist, den Stengel zu durchbrechen. Meistens aber verharrt die junge Wurzelanlage in dem Zustande einer geringen Ausbildung einige Zeit in der Stengelrinde, und so kommt es denn, dafs man eine Reihe junger Wurzelanlagen in dem Stengel der Keimpflanze eingeschlossen vorfindet, welche dann durch die Verdickung der Zellen der sie umgrenzenden inneren Rindenschicht gleichsam eingemauert erscheinen. Erhalten solche Anlagen durch glückliche Umstände Anregung zur Weiterentwickelung, so befreien sie sich zunächst durch Verschleimung der umgrenzenden Wände aus der Fessel und drängen vor.

Es ist also hier, wie überhaupt bei allen Lycopodien, die den Sprossen endogen entstammende Wurzel ein echtes Erzeugnis ihrer Rinde, und sie entsteht nicht, wie bei den Phanerogamen, aus dem Perikambium, auch nicht aus einer oder mehreren Zellen der Endodermis, sondern aus mehreren Rindenschichten. Die Lycopodien sind daher der Entstehung ihrer Wurzeln nach weder „pericyclogen“ noch „endodermogen“. Auch lehrt schon ein Längsschnitt durch die Bauchseite eines kriechenden Stengelteils aller Pflanzen von L. clavatum, L. annotinum, L. complanatum, L. alpinum und L. inundatum, der zugleich auch median das basale Stück einer ihm entsprungenen älteren Wurzel trifft, dafs die Rinde der Wurzel nebst

deren Epidermis nicht den Gefäſscylinder des Stammes erreichen, sondern seitlich auf seine Rinde führen, und daſs immer nur ein Teil der letzteren durchbrochen erscheint.

Sobald die junge Wurzel aus dem Stamme heraustritt und sich in die Erde zu bohren beginnt, bilden sich im Anschluſs an den Gefäſscylinder des Stammes ihre ersten Tracheïden, denen bald weitere Differenzierungen folgen.

Die meisten der Keimpflanze entspringenden Wurzeln besitzen in ihrem Zentralcylinder zwei seitliche, einander gegenübergestellte Tracheïdengruppen, die im Querschnitte mit ihren konvexen Teilen nach auſsen gelagerte Kreisabschnitte darstellen, auf welchen sie zerstreut einzelne enge Spiraltracheïden führen. Die gröſsten Treppentracheïden nehmen die breiteste Stelle in ihrer Querschnittsfigur ein. Diametral zwischen beiden Holzteilen ist der Bastteil gelagert. Diese Teile finden direkten Anschluſs an die entsprechenden Bündelteile, vor welchen die Wurzel ihren Ursprung nimmt. Umgeben wird der Zentralcylinder der Wurzel von dem Perikambium und der Endodermis, welche beide in nicht gut geordneten konzentrischen Kreisen auftreten und sich mit den entsprechenden Teilen der Stengel verbinden.

Auffallend ist, daſs die Wurzeln pilzfrei sind. Die sporentragenden Formen dieser Lycopodien gehen keine Symbiose mit Pilzen ein, während ihre Prothallien nicht ohne solche vorkommen; auch vermochte ich nicht zu entdecken, daſs der Endophyt des Prothalliums in den Stengel der Keimpflanze überging.

Die Prothallien einiger Lycopodien in eigener Kultur.

Von den oben beschriebenen unterirdischen Prothallien nahm ich einige zur Beobachtung ihrer weiteren Entwicklung in eigene Kultur. Frisch ausgegrabene Prothallien, die ich meist nicht ganz aus ihrem Verbande mit den ihnen anhaftenden Erdteilchen löste, bettete ich wieder in gute Walderde ein, umwickelte sie mit Torfmoos, versah sie mit einem Kennzeichen und kultivierte sie in einem Blumentopfe in feuchtgehaltener Erde im Freien oder auch im Zimmer am Fenster weiter. Sie wuchsen gut, und auch kümmernde Formen erholten sich.

Namentlich aber boten die Kulturen solcher Prothallien an der Erdoberfläche eines Blumentopfes, unter einer Glasglocke manches Interessante. Die Prothallien wurden nur so tief in die Erde gebracht, dafs ihre obere, generative Fläche unbedeckt blieb, zur Bewahrung einer genügenden Feuchtigkeit unter der Glasglocke wurde diese in ihrem oberen Teile mit Torfmoos angefüllt. Nach kurzer Zeit ergrünten die unterirdischen Gebilde und zwar die jungen Prothallien auf ihrer ganzen generativen Oberfläche, während ältere nur an ihren jüngsten derartigen Bildungen an der Randfurche solche Farbe erhielten. Der Rand der Prothallien blieb bleich, auch war die Ergrünung nicht intensiv, sie erreichte nicht die der sporentragenden Formen und zeigte sich in den Prothallien von L. clavatum etwas dunkler, wie mir schien. Das sich bildende Chlorophyll trat nur in Form kleiner Körnchen mit Stärke-Einschlüssen auf.

Ich habe die Prothallien in solchen Kulturen über 10 Monate erhalten. Sie wuchsen gut, die von L. clavatum und L. annotinum breiteten sich in flacher Form aus, erzeugten hoch aufgetriebenes, generatives Gewebe mit vielen Antheridienbeständen, an dem Prothallium von L. clavatum beobachtete ich auch gut ausgebildete Paraphysen. In einem Falle waren auch Keimpflanzen entstanden, die in ganz intensiv grüner Farbe aus dem Prothallium hervortraten. Leider konnte ich eine nähere Untersuchung dieser Keimpflanzen nicht vornehmen, da ich dieselben eines Tages durch eine im Torfmoos der Glasglocke verborgene Nacktschnecke abgeweidet fand, die auch die Prothallien ausgehöhlt hatte. Diejenigen Keimpflanzen, welche bereits unter der Erdoberfläche eine Länge von mehreren Millimetern erreicht hatten, gingen bei dieser weiteren Kultur ihrer Prothallien an der Erdoberfläche immer zu Grunde. Sie ergrünten zwar anfangs schwach, starben aber darauf ab.

Solche Kulturen dürften darthun, dafs diese Prothallien sich unter besonders günstigen Bedingungen an der Erdoberfläche bilden können, was bei den Prothallien von L. clavatum und L. annotinum auch durch die Form derselben nahe gelegt wird.

Meine Bemühungen aber, im Freien neben den unterirdisch gebildeten Formen auch solche, die an der Erdoberfläche wuchsen, anzutreffen, waren, wie schon hervorgehoben, von geringem Erfolge. Jene Formen zeigten sich chlorophyllhaltig, wenn das Licht zu

ihrem Bildungsorte Zugang gefunden hatte, dagegen chlorophyllfrei, wenn das nicht der Fall war, wie am Grunde eines hohen und dichtverwebten Rasens von Polytrichum juniperum.

Vorkommen und Form der Prothallien von Lycopodium Selago.

In der Nähe der Standorte alter Pflanzen von L. Selago finden sich oft und meist recht zahlreich kleine Pflänzchen dieser Art vor, welche schon von manchem Botaniker in der frohen Erwartung, endlich die Keimpflänzchen dieses Lycopodiums zu erhalten, sorgfältig aus dem Boden gehoben und geprüft wurden. Allein es zeigte sich dann immer, dafs man durch die aus den Brutknospen entstandenen jungen Pflänzchen getäuscht war.

Dennoch entstehen auch die echten Keimpflänzchen dieser Art, also die Produkte der generativen Vermehrung, zu jeder Zeit, obgleich sie bis dahin nicht gefunden wurden, und können, wie ich auf Seite 5 hervorhob, in den jungen Anpflanzungen des Waldes stellenweise zahlreich angetroffen werden.

Wenn ich nun auch im Laufe mehrerer Jahre eine grofse Anzahl von Keimpflanzen verschiedener Gröfse fand und immer wieder antraf, so machte es mir doch viel Mühe, auch die verhältnismäfsig kleinen Prothallien dieser Art zu erhalten. Mit den jungen Keimpflanzen waren meist nur halb verweste und dürftige Reste solcher Gebilde anzutreffen, und meine Ausbeute bis zum Sommer 1897 belief sich auf nur vier einigermafsen gut erhaltene, unterirdische Prothallien, die sich im Zusammenhange mit Keimpflanzen befanden. Erst ein mehrwöchentlicher Sommeraufenthalt in dem Gebirgsdorf Oberhof im Thüringer Walde im Jahre 1897, welcher lediglich dem Auffinden dieser sexuellen Pflanzenform gewidmet wurde, ergab bessere Resultate.

Eine etwa 10- bis 12jährige Fichtenpflanzung an einem ziemlich feuchten nach Norden gerichteten Bergabhang unweit Oberhofs bot einige günstige Fundstellen dar. Hier waren die vorhandenen Keimpflanzen von L. clavatum und L. annotinum recht grofs, ihre Pro-

thallien aber abgestorben, die von L. complanatum dagegen noch in einzelnen Fällen anzutreffen.

Gröfsere Keimpflanzen von L. Selago veranlafsten mich nun, in ihrer Umgebung recht sorgfältig nach kleinen Keimpflänzchen mit nur einem oder zwei Blättchen zu suchen, was allerdings in sehr unbequemer Körperhaltung, nämlich bäuchlings, und mit gut bewaffnetem Auge geschehen mufste, wobei vielfach die häufig vorkommenden Keimpflänzchen von Galium saxatile täuschten. Natürlich konnten nur mit kleinen Moosen besiedelte Stellen oder solche, an welchen z. B. unter dichtem Gestrüpp üppiger Moosrasen nicht aufgekommen war, günstige Fundorte für recht junge Keimpflänzchen darbieten, da in vielen Fällen eine grofse Anzahl solcher Keimpflanzen in dichten Moospolstern erstickt waren.

Mit den recht jugendlichen Keimpflanzen zusammen traf ich dann stets noch wohlerhaltene Prothallien an, ferner ergab die gründliche Untersuchung solcher Bodenstellen auch unbefruchtete Prothallien von verschiedenem Alter, welche sich meist in einer Tiefe von nicht über 2 cm und in einzelnen Fällen auch auf der Oberfläche selbst vorfanden.

Auch die Fundstellen dieser Prothallien gehörten wie die der andern von mir beschriebenen Arten Bodenpartieen an, die durch Rodung umgewühlt worden waren, und ich vermute, dafs auch die Sporen dieser Art durch jenen Vorgang ihre Einbettung gefunden haben.

Die Sporen von L. Selago besitzen eine getüpfelte Exine, sie sind benetzbar und dadurch scheinbar mehr für eine Keimung an der Erdoberfläche eingerichtet; dennoch vermögen sie, wie die Prothalliumfunde zeigen, ebenso gut unterirdisch wie oberirdisch zu keimen und dürften auf erstere Keimungsart am meisten angewiesen sein.

Meine ganze Ausbeute an Prothallien mit und ohne Keimpflanzen machte etwa 60 bis 80 Stück aus und zeigte eine solche Mannigfaltigkeit der Form, dafs jene sich nicht auf den ersten Blick als Gebilde derselben Art erkennen liefsen.

Die Prothallien von L. Selago sind von gedrungener, rundlicher Gestalt (Fig. 1, 5 und 6, 11, 12, 19, 20 und 25 auf Tafel VI), auch stellen sie einen langgestreckten, vielfach gekrümmten, cylindrischen Körper dar (Fig. 2, 3, 13, 14, 15, 22 und 30) und bilden zwischen

diesen Formen noch eine Reihe halblanger Mittelformen (Fig. 7, 8, 21, 23, 24, 26 und 29). Aufserdem traf ich sie, wenn auch seltener, als flach ausgebreitete Körper an, die einmal dem in Fig. 1 auf Tafel II abgebildeten Prothallium von L. annotinum entsprachen, dann sich auch in den Grundformen von Fig. 16 und 31 zeigten. Sie erscheinen einfach oder auch verzweigt (Fig. 4, 9, 10, 16, 17, 18), und diese Verästelung kann bisweilen so reich auftreten, dafs sie auf eine Formbildung führt, die einer Baumkoralle vergleichbar wird (Fig. 31).

Diese Mannigfaltigkeit der Körperform unserer Prothallien scheint meist durch den Boden, in dem sie sich bilden, bedingt zu sein. Die langgestreckten, cylindrischen Formen fanden sich namentlich in festem Boden vor, in dem sie dann meist in senkrechter Richtung nach dessen Oberfläche strebten. Wenn nun auch diese Prothallien in geringerer Tiefe als die drei vorher besprochenen Arten im Boden vorkommen, so erscheint es doch für die nicht auf ein unterirdisches Wachstum eingerichteten Keimpflanzen von grofsem Vorteil, möglichst nahe der Erdoberfläche zu entstehen, damit schon ihre ersten Blätter bequem an das Tageslicht gelangen können. In lockerem Boden, namentlich nahe der Erdoberfläche, traf ich mehr auf gedrungene und flache Prothallien-Formen.

Die Farbe solcher echt saprophytischen Prothallien ist stets weifs, nur alte, dem Absterben nahe, ferner auch die älteren Teile langer, an der Spitze weiterwachsender Prothallien hatten bräunliche Farbe (so z. B. die unteren Teile der in Fig. 14, 15, 17 und 18 abgebildeten Formen). Auch die mit den Sprossungen versehenen Hauptkörper der in Fig. 16 und 31 dargestellten Prothallien waren braun.

Aufser den saprophytischen Prothallien von L. Selago giebt es noch solche, die ganz oder teilweise an der Erdoberfläche wachsen und an ihrem oberen Teile intensiv grüne Färbung zeigen, mehr als die der Prothallien von L. clavatum, L. annotinum und L. complanatum. Solche als Halbsaprophyten lebenden Formen (siehe Fig. 1, 5, 11, 12, 28 auf Taf. VI) fand ich in geringerer Zahl vor, sie dürften sich auch nur an schattigen Bodenstellen und inmitten kleiner, auch in trockenen Sommern die Feuchtigkeit bewahrender Moose behaupten können, da diese zarten Gebilde, wie ich aus ihrer Kultur erfahren habe, sehr auf Feuchtigkeit angewiesen sind.

Es lag nahe, weifse unterirdische Formen dieser Prothallien an ihren oberen Teilen vom Boden zu befreien und zu belichten. Binnen zweier Tage zeigte sich ein grüner Anflug, der darauf in ein intensives Grün überging. Fig. 29 auf Taf. VI stellt in fünffacher Vergröfserung ein Prothallium dar, welches ich in eigener Kultur aus einer saprophytischen Form in eine chlorophyllhaltige überführte. Das Prothallium wuchs aufserordentlich langsam, so dafs sich trotz günstiger Bedingungen vom September 1897 bis Ende Mai 1898 nur der horizontale, an der Bodenoberfläche gewachsene Teil bildete.

Jedes vollständige Prothallium dieser Art schliefst, wie ich es schon für die oben besprochenen Formen hervorhob, sein unteres Ende mit einem meist gekrümmten Spitzchen ab, welches den der Spore zunächst entwachsenen Teil darstellt. Mit Wurzelhaaren sind diese Prothallien immer sehr dicht, dichter als die anderen Arten besetzt. Dieselben führen strahlig von ihrem Körper aus in das Erdreich (siehe z. B. Fig. 28) und erreichen in einzelnen Fällen über 2 mm Länge.

Die Geschlechtsorgane kommen in beiderlei Form auf demselben Prothallium vor und sind von Geschlechtshaaren (Paraphysen) begleitet.

Chlorophyll führt auch das durch Goebel bekannt gewordene Prothallium von L. inundatum, ferner besitzen solches nach Treub die exotischen Formen L. cernuum und L. salakense. Die beiden ersteren entwickeln besondere blattähnliche Gebilde als Assimilationsorgane, dem letzteren wie auch dem Prothallium von L. Selago fehlen sie. Doch lebt das Prothallium von L. salakense nicht saprophytisch, während das von L. Selago sowohl in saprophytischer wie auch in Chlorophyll führender Form Geschlechtsreife erreicht und Keimpflanzen hervorbringt, mithin durch seine Lebensweise eine interessante Übergangsform zwischen den assimilierenden und den nur saprophytisch lebenden Formen bildet. Das Prothallium von L. Selago weicht aber auch durch seine Form und ferner durch seine innere Struktur erheblich von den anderen bekannten Typen ab. Es giebt uns einen neuen Typus, den Typus des L. Selago, und somit ein neues Beispiel für die merkwürdige Vielgestaltigkeit der Sexualformen der Gattung Lycopodium.

Der Bau des Prothalliums von Lycopodium Selago.

Wie die Darstellung der Prothallien von L. Selago in Fig. 1 bis 31 auf Taf. VI darthut, können dieselben in recht mannigfaltiger Gestalt auftreten, welche aber immer aus derselben Grundform entwickelt wurde, und diese ist die eines Kegels.

Wir wollen unsere Aufmerksamkeit zunächst einer gedrungenen, halbsaprophytischen Form zuwenden, welche diese Prothallien gern an der Erdoberfläche annehmen. Fig. 37 auf Taf. VI stellt einen medianen Längsschnitt eines solchen Prothalliums dar. Der nach unten gerichtete konische Teil desselben endet in einer etwas gekrümmten Spitze (b). Dieser Körperteil ist an seiner ganzen Oberfläche mit zahlreichen langen Rhizoïden ausgestattet (wh), mit welchen derselbe im Erdreich haftet; er stellt den vegetativen Teil des Prothalliums vor. Nach oben hin bemerken wir am Prothalliumkegel einen hervortretenden Rand (m), den Sitz des Meristems, und seine zu einem Höcker emporgewachsene Grundfläche, welche die Sexualorgane und zahlreiche Paraphysen trägt. Dieser über den Prothalliumrand hervorgetriebene Höcker stellt den generativen Teil des Prothalliums dar.

In solcher Form besitzt das Prothallium radiären Bau. In dem unteren, dem vegetativen Teile zeigt sich, wie auch bei den oben beschriebenen Prothallien-Typen, zentral ein Gewebe, welches durch seine gröfseren, meist lang gestreckten Zellen, sowie durch seinen Inhalt hervortritt (Fig. 37 c). Es ist hier besonders reich an Stärke und hat wie bei den anderen Typen konische Form, beginnt unten, in der Nähe der Prothallium-Spitze, mit einer Zelle, verbreitert sich allmählich nach oben hin und verläuft in seinem mittleren Teile in das generative Gewebe, während es an den Seiten ringsum in das Meristem des Prothalliumrandes übergeht.

Das diese zentrale, konische Partie umgebende Gewebe des vegetativen Prothalliumteiles, welches ich als Mantelgewebe bei den übrigen Typen hervorhob, entbehrt hier einer weiteren Differenzierung. Von den basalen Zellen der Spitze bis zum Meristem des Prothalliumrandes besteht es aus gleichartigen Zellen, in denen sich aufser Stärkekörnern und Fettkörpern auch ein Endophyt vorfindet (r). Während bei den obigen Typen die Reservestoffe in

einem besonderen Gewebe aufgespeichert vorkommen, zu welchem der Endophyt in intracellulärer Form keinen Zutritt hat, fehlt solches hier, und der Endophyt, welcher in dem ganzen Mantelgewebe dieses Prothalliums wuchert, findet sich auch in den mit Vorräten angefüllten Zellen vor. Mit Ausnahme der Spitze bleibt die äufserste Zellschicht, die Epidermis (e), pilzfrei. Sie hebt sich darum recht deutlich von dem übrigen Gewebe des Mantels ab. Nur in der Basis der Wurzelhaare (wh), durch die der Endophyt mehrfach Eintritt in das Prothallium findet, trifft man auf Pilzmycel.

Das meristematische Gewebe (m) bildet hier, wie auch bei den übrigen Typen, einen Vegetationsring um das ganze Prothallium herum, durch dessen Wachstum die Gewebe ihren Aufbau finden, und zwar ist die zellenbildende Funktion auf Initialen, die ringsum auf dem Prothalliumrande thätig sind, zurückzuführen. Sie besitzen prismatische Form, teilen sich tangential und radial, und mit ihrem Wachstum vergröfsert sich sowohl der unterhalb der Meristemzone liegende vegetative als auch der oberhalb befindliche generative Körperteil. Die Teilungsfähigkeit namentlich der Randzellen erlischt abwärts etwa bei der Bildungsstelle der jüngsten Wurzelhaare, während nach oben hin das generative Gewebe, namentlich an seiner Oberfläche, längere Zeit meristematisch bleibt. Wächst das Randmeristem ringsum gleichmäfsig, was selten vorkommt, so erhalten die Prothallien Schälchen- oder Becherform (Fig. 25). Häufig aber wird, und zwar meist schon früh, die eine Prothalliumseite in ihrem Wachstum bevorzugt. Auch in dem in Fig. 37 dargestellten Prothallium zeigt sich eine solche Begünstigung der rechts dargestellten Seite.

Die Prothallien sind monöcisch, und die zuerst gebildeten Geschlechtsorgane befinden sich hier, wie ich für andere Prothallien schon hervorhob, auf der Mitte des emporgetriebenen generativen Gewebehöckers jugendlicher Formen. Wüchsen die Prothallien ringsherum gleichmäfsig, so würden die weiteren Bildungen derartiger Organe sich konzentrisch und zwar in zentrifugaler Folge an die ersteren anschliefsen, was aber selten vorkommt. Das in Fig. 37 dargestellte Prothallium zeigte als älteste derartige Bildungen Archegonien, von denen das eine einen jugendlichen Keim enthielt (k), und nur die rechte Seite wies sexuelle Neubildungen auf.

Die Antheridien und Archegonien entstehen meist truppweise und nicht so dicht gedrängt wie bei den Prothallien der beiden anderen Typen, sie bilden sich aber wie jene aus einer peripherischen Zelle des generativen Teiles in der Nähe des Randmeristems. Der Hals des Archegoniums wird nicht so lang wie bei den obigen Typen. Die Zahl der Halskanalzellen beträgt selten mehr als sechs. Bei der Geschlechtsreife verschleimt der ganze äufsere Halsteil und wird abgestofsen, so dafs die Reste der alten Archegonien Gruben im Prothallium darstellen und nicht Schlotruinen, wie bei den obigen Typen (ar Fig. 37). Das Hervortreiben der geschlechtlichen Bildungen geschieht auch hier durch ein interkalares Wachstum des generativen Gewebes.

Die Spermatozoïden habe ich mehrmals aus den Antheridien hervortreten und schwärmen sehen. Ihre Gestalt stimmt genau mit der der übrigen Arten, also mit den in Fig. 11 auf Tafel III dargestellten Formen überein.

Von allen Prothallien der einheimischen Lycopodien besitzt diese Form die bestentwickelten Paraphysen. Sie werden aus Oberflächenzellen des generativen Gewebes schon in der Nähe des Randmeristems als papillenartige Ausstülpungen angelegt und bilden sich zwischen den Geschlechtsorganen der oberirdischen Prothallienformen zu mehrzelligen Zellfäden aus, deren Durchmesser den der Wurzelhaare mehrfach übertrifft. Dafs die Spitzen dieser Paraphysen auch Brutknospen erzeugen, wie Treub für L. Phlegmaria dargethan hat, beobachtete ich nicht.

Welche Funktion den Paraphysen in dem Leben des Prothalliums zukommt, ist schwer zu bestimmen. Auffallend erscheint es, dafs sie an unterirdischen Prothallien meist nicht entwickelt werden oder nur einzellig als mehr oder weniger grofse papillare Ausstülpungen von Zellen auftreten, dagegen bei den an der Erdoberfläche wachsenden vollkommene Ausbildung erreichen. Es kann mithin ihre Funktion nur oberirdischen Prothallien nützen. Bei Prothallien dieser Art, die ich unter einer Glasglocke am Fenster zog, bemerkte ich, dafs die Geschlechtshaare meist Wasser zwischen sich aufbewahrten, woraus sich schliefsen liefs, dafs sie durch das kapillare Festhalten des Wassers der Befruchtung, die ja hier durch Vermittelung desselben stattfinden mufs, förderlich sind.

Solche an der Erdoberfläche wachsende Prothallien, die in den Figuren 1, 11, 12, 19, 28 und 37 auf Tafel VI dargestellt werden, sind nur an ihrem unteren Teile, soweit sie Wurzelhaare tragen und im Erdreich stecken, chlorophyllfrei. Der obere Teil derselben mit Einschlufs des Randmeristems ist reich mit Chlorophyll ausgestattet. Die Paraphysen, ferner das Innere der Antheridien, sowie auch die Halszellen der Archegonien bleiben chlorophyllfrei, dagegen wird der im Prothallium noch vollständig eingeschlossene Embryo reich mit Chlorophyll versehen.

Nachdem wir durch obige Beschreibung zunächst eine gedrungene Form der Prothallien von L. Selago kennen gelernt haben, werden auch die übrigen Formen leicht verständlich. Wir knüpfen unsere weiteren Betrachtungen zunächst an ein durch Fig. 32 auf Taf. VI dargestelltes kleines, langgestrecktes Prothallium an.

Während der gröfsere Teil desselben einen bilateralen Bau besitzt, ist dies bei dem unteren Teile desselben, der ringsum Wurzelhaare trägt, nicht der Fall. Derselbe hat von der Basalzelle (b) ab aufwärts zunächst konische Form mit radiärem Bau und stellt den aus der Spore zunächst gebildeten, also den ältesten Teil des Prothalliums dar, der in allem dem in Fig. 37 dargestellten vegetativen Teile der gedrungenen Form entspricht. Mit einem solchen mehr oder weniger stark entwickelten Körperteile beginnt jedes vollständige Prothallium und geht erst nach dem Aufbau dieses Teiles durch eine einseitig fortschreitende Weiterbildung in die bilaterale Form über. An letzterer haben wir die stets mit Wurzelhaaren besetzte vegetative Seite (v) von der mit Geschlechtsorganen besetzten generativen (g) zu unterscheiden.

Solche langgestreckten, fadenartigen Formen bildeten sich, wie ich schon hervorhob, in festerem Erdreich da, wo die Prothallien aus der Tiefe mit möglichst wenig Materialverbrauch der Erdoberfläche entgegenstrebten. Dieses Wachstum geht nicht immer in direkter Richtung vor sich, die Prothallien weichen bisweilen durch Wendungen und Krümmungen Widerständen aus (vgl. z. B. Fig. 3, 13, 15, 30 u. a. m.), zeigen unregelmäfsige Stärke, auch bilden sie ihre vegetativen und generativen Seiten stellenweise sehr ungleich aus, so dafs sich manchmal letztere Seite auf wenig Zellen beschränkt.

Die Oberflächenzellen der Bauch- und der Rückenseite solcher

Formen, sofern sich auf letzterer nicht Geschlechtsorgane bildeten, zeigen keine bemerkenswerten Unterschiede, sie sind meist langgestreckt. Auch in den Flanken dieser Prothallien, also an den Grenzen der Bauch- und der Rückenseite, an welchen sich der unentwickelte Meristemrand befindet, ist die Zellform nicht besonders gekennzeichnet (siehe Fig. 32).

Während des eiligen Emporwachsens dieser Formen werden von ihnen meist nur Antheridien entwickelt. Sie treten an der generativen Seite an meist etwas aufgetriebenen Stellen in akropetaler Folge, bald einzeln, bald truppweise auf und erhalten vielfach nur sehr geringe Ausbildung. In einzelnen Fällen bleibt es bei ihrer blofsen Anlage (an in Fig. 32, Taf. VI). Die charakteristischen Teilungen ihrer Deckzellen, durch deren Verschleimen die Spermatozoïden-Mutterzellen frei werden, fehlen auch hier nicht.

Begleitet werden diese Geschlechtsorgane meist von kurzen, gewöhnlich einzelligen Geschlechtshaaren (gh), stellenweise fehlen sie auch.

An der fortwachsenden Scheitelstelle (m) dieser Prothallien, die ungeschützt das Erdreich durchbohrend aufwärts strebt, ist das Gewebe kleinzellig und reich mit Protoplasma ausgestattet.

Fig. 38 auf Taf. VII stellt den Querschnitt eines ausgebildeten, bilateralen Prothalliumteiles dar. Die mit Wurzelhaaren (wh) besetzte vegetative Seite (v) besteht mit Ausnahme der Epidermis aus Zellen, die Fettkörper und Stärke einschliefsen und gleichzeitig einen Endophyten in ihrem Innern beherbergen. Sie machen das einseitig weiterentwickelte Mantelgewebe des radiären Prothalliumteiles aus, dem auch hier die Ernährung obliegt (r). Die mit m bezeichneten Flanken zeigen das meist wenig ausgebildete Meristem dieser Form, welches nur unter besonders günstigen Bedingungen namentlich in der Nähe der Erdoberfläche zur Ausweitung des Prothalliums in Thätigkeit tritt. Die zentralen reich mit Stärke ausgestatteten Zellen des Querschnittes, sowie das peripherische Gewebe der generativen Seite entsprechen den gleichen Geweben der in Fig. 37 dargestellten gedrungenen Form. Denn es hat sich ja die bilaterale Form durch die einseitige Wachstumsweise einer Randstelle aus der radiären gebildet, und solche Prothallien können an ihren hinteren Teilen absterben, sie bleiben doch durch den fortwachsenden Teil lebensfähig und können zur Erzeugung von Keimpflanzen gelangen.

Im Längsschnitt gesehen, zeigt sich in dem cylindrischen Gewebekörper das zentrale Gewebe aus langgestreckten Zellen bestehend, die sich nach der vegetativen Seite meist scharf von den parenchymatischen Zellen des Mantelgewebes abgrenzen, nach den Flanken und nach der generativen Seite hin aber allmählich in engere oder auch kürzere Zellen übergehen. An der mit Wurzelhaaren besetzten Prothalliumseite haben nur die Zellen der Epidermis und die der zweitnächsten Zelllage gestreckte Form. Bemerken will ich noch, dafs diese Prothallien, in welcher Form sie auch auftreten, in allen ihren Geweben auffallend reich mit Nährstoffen, namentlich mit Stärke ausgestattet sind, was ich bei anderen Prothallien in dem Mafse nicht fand.

Es erübrigt noch, das Scheitelwachstum oder besser das einseitige Randwachstum solcher langgestreckten Prothalliumkörper einer Prüfung zu unterziehen. Fig. 40 stellt einen achsilen Längsschnitt der Prothalliumspitze, der median durch die vegetative und die generative Prothallienseite geführt ist, dar. Am Scheitel, an der neutralen Zone dieser Seiten, tritt ein Meristem auf, dessen peripherische Zellen reich mit Plasma erfüllt sind und sich lebhaft periklin und antiklin teilen (m). Es sind dies die Initialen des Scheitels, die hier ein Wachstum zeigen, wie es in der durch Fig. 37 dargestellten Form ringsum am ganzen Prothalliumrande auftritt, von welchem der Scheitel der bilateralen Form nur einen weiter wachsenden Teil des Randes darstellt.

Die Anlage der Antheridien macht sich oft schon sehr nahe der Scheitelstelle bemerkbar (siehe a n Fig. 40). Nach den Teilungen der Zellen an der Scheitelstelle beginnt unterhalb derselben eine sehr ergiebige, interkalare Streckung solcher Prothallien, welche sich in der Scheiteldarstellung (Fig. 40) schon an der Ausbildungsstelle der jungen Wurzelhaare (gh und wh) bemerkbar macht.

Die von der Scheitelstelle nach den Flanken dieser gestreckten Prothallien abgegebenen Segmente können unter Umständen eine Zeit lang als Initialen weiterwachsen, wodurch dann das Randwachstum in einer gröfseren Ausdehnung betrieben wird und stärkere und breitere Prothallienformen erzielt.

Finden diese gestreckten Prothallien günstige Bodenverhältnisse in der Nähe der Erdoberfläche, so bilden sie auch Archegonien.

Dieselben entstehen wie die Antheridien meist truppweise und werden gern durch interkalares Wachstum des generativen Gewebes zu einem Höcker emporgetragen, während das Prothallium sein Wachstum einstellt (siehe Fig. 34, ferner vgl. 13, 14 und 15 auf Taf. VI). Erlangt eines der Archegonien Befruchtung, so beschliefst das Prothallium mit der Ausbildung des Embryos sein Dasein. Unterbleibt dieselbe, so nimmt bei günstigen Vegetationsbedingungen das Prothallium sein Wachstum wieder auf, um in gleicher Weise ein zweites oder drittes Mal den Versuch zur Gewinnung einer Keimpflanze anzustellen.

Wie schon hervorgehoben wurde, beherbergen auch diese Prothallien ohne Ausnahme einen Endophyten und bieten ein eigenartiges Beispiel eines friedlichen Zusammenlebens mit einem Pilze dar.

Aufserhalb des Prothalliums durchzieht das Mycel dieses Endophyten in Form feiner sich verzweigender Fäden den Humus des Waldbodens, wo es einzelne Brocken desselben mehrfach umspinnt und durchdringt. In das Prothallium tritt der Endophyt wiederholt ein und zwar namentlich durch die Basis der Wurzelhaare. Hier bildet er zunächst ein vielfach verzweigtes, unregelmäfsig verdicktes Mycel (Fig. 39 wh, my), worauf er dann weiter in das Innere dringt. Nur die peripherische Zellschicht, also die Epidermis des Prothalliums meidet der Endophyt (in der Prothallium-Spitze auch diese nicht) und füllt zunächst in der zweiten Zelllage der mit Wurzelhaaren besetzten Teile Zelle für Zelle mit seinen Hyphen an. Er bildet in ihnen aber nicht die bei anderen Typen kennen gelernten, aus feinen Pilzfäden bestehenden Wickel oder Nester, sondern zusammengeknüdelte und geballte Pilzklumpen, die aus dicht verschlungenen Pilzfäden von unregelmäfsiger Dicke und Verzweigung bestehen, womit er die Zellen ganz erfüllt und ihre Zellkerne zur Seite drängt (Fig. 39, Taf. VII). So müssen auch bei diesem Prothallium sowohl an den radiär gebauten, wie auch an den bilateralen Teilen die von den Rhizoïden herbeigeführten Humusextrakte zunächst eine geschlossene, wenn auch einzellige Pilzschicht passieren, bevor sie in das Innere gelangen.

Von der zweiten Zelllage des Prothalliums aus verbreitet sich der Endophyt über das ganze Mantelgewebe desselben, in welchem

er aber nur noch einzelne Zellen mit seinen Mycelklumpen ganz erfüllt. Die meisten Zellen besetzt er nur teilweise, und etliche läfst er ganz frei. Selbst in den Zellen, welche der Pilz ganz in Beschlag genommen hat, lassen sich zuweilen noch einige kleine Stärkekörner nachweisen. Dagegen sind die gar nicht oder wenig vom Pilze besetzten Zellen sehr reich an Fettkörpern (f) und geteilten Stärkekörnern (st). In letzteren Zellen bildet der Pilz seine Sphaerome (sp) in reicher Zahl, manchmal bis fünf Stück von verschiedener Gröfse in einer Zelle, welche auch einzeln, aber selten in den ganz vom Pilze angefüllten Zellen vorkommen.

Die Sphaerome sind meist nicht derbwandig, zuweilen zeigt sich ihre Membran quellbar. Stets sind sie mit einer stickstoffhaltigen, granulösen Masse und mit einzelnen Öltropfen ganz gefüllt (Fig. 37). Die analogen Gebilde lernten wir schon in den oben beschriebenen Prothallien kennen, und da Goebel solche auch in dem Prothallium von L. inundatum fand, so fehlen sie somit keinem der mit unseren einheimischen Prothallien in Symbiose lebenden Pilze. Welche Rolle ihnen aber in der geschlechtlichen oder ungeschlechtlichen Vermehrung dieser Endophyten zukommt, konnte bis dahin noch nicht klargelegt werden.

Neben dem intracellularen Auftreten der Endophyten in dem Prothallium von L. Selago findet man sehr selten und zwar in ganz alten Prothalliumteilen feine Pilzfäden auch zwischen einzelnen Zellen des zentralen Gewebes, welche dieselben auseinanderdrängen, ohne dafs dieses Auftreten irgendwelche Bedeutung erlangt.

Der Scheitelregion bleibt der Endophyt auch in diesen Prothallien fern, hält aber mit deren Wachstum gleichen Schritt, was sich besonders gut an der bilateralen Form dieser Prothallien beobachten läfst. Hier drängt er zunächst in der zweiten Zelllage der vegetativen Seite Zelle für Zelle vor und dem fortwachsenden Scheitel nach. Indem er so ziemlich frühzeitig von diesen Zellen Besitz ergreift, verlieren sie ihre weitere Teilbarkeit und strecken sich nur, weswegen sie nicht, wie die anderen Zellen des Mantelgewebes, parenchymatische Form erhalten. Von der zweiten Zellschicht des Prothalliums aus treibt der Endophyt in die benachbarten Zellen des Mantelgewebes, um zunächst in grofser Zahl seine mit granulierter Masse gefüllten Sphaerome inmitten der reichen Nährstoffe der Zellen zu bilden.

Wir erinnern uns, dafs auch die oben beschriebenen Prothallien von einem Pilze bewohnt sind, was auch Goebel [1]) für das Prothallium von L. inundatum nachwies. Somit gilt als besonders hervorzuhebende Thatsache, dafs alle Prothallien unserer einheimischen Lycopodien konstant mit Pilzen in Symbiose leben. In den Prothallien-Typen von L. clavatum und L. complanatum ist es offenbar derselbe noch unbekannte Endophyt einer vielleicht den Peronosporaceen oder auch einer ganz neuen Gruppe zugehörigen Art, welcher, wie mir scheint, auch in dem Prothallium von L. inundatum Wohnung nimmt, wenn ich die Beschreibung Goebels recht deute. Befremdend wäre dann aber die intracellulare Bildung von „spitzovalen" Sphaeromen, die an gleichem Orte bei den anderen Prothallien rundliche Form haben und nur als intercellulare Bildung in den Prothallien von L. complanatum länglichrund geformt sind.

Der Endophyt des Prothalliums von L. Selago stellt nach meiner Auffassung eine andere Pilzart dieser Gruppe vor. Er nimmt in ganz anderer Ausbreitung im Prothallium Wohnung, auch bildet er nicht feinhyphige Nester oder Wickel in den Zellen wie die der anderen Prothallien, sondern aus derben und unregelmäfsig verzweigtem Mycel bestehende zusammengeballte Pilzklumpen. Dann sind seine Sphaerome, die manchmal sogar zweizellig angetroffen werden, immer dicht mit granulöser, stickstoffhaltiger Masse gefüllt, während die gleichen Organe der anderen Endophyten wenig Inhalt besitzen. Überhaupt ist das Zusammenleben in dem Prothallium von L. Selago zwischen Wirt und Gast ein überaus gutartiges zu nennen, da der Endophyt, inmitten der Reservevorräte wachsend, wenig unter diesen aufräumt, auch sich nur unbedeutend ausbreitet, und nur seine Sphaerome in grofser Zahl entwickelt.

Adventive Sprossungen an dem Prothallium von L. Selago.

Auf abgerissenen Stücken der Lappenkrone der Prothallien von L. inundatum entdeckte Goebel [2]) die Bildung von Adventiv-Prothal-

---

1) Goebel, Über Prothallien und Keimpfl. v. L. inundatum. Bot. Z. 1887 p. 3.
2) Goebel, Bot. Zeit. 1887. Sep. A. p. 7.

lien, die sich bewurzelten, Lappen und Geschlechtsorgane hervorbrachten, also sich wie normale Prothallien verhielten. An den Prothallien der drei oben beschriebenen Lycopodien kommen derartige Erzeugnisse nicht vor; die längeren, einseitigen Randauswüchse erinnern wohl an solche, sind aber ihnen nicht gleichzustellen.

Neben den Prothallien von L. inundatum weisen von unseren einheimischen Arten nur noch die von L. Selago solche Bildungen auf, welche hier unter Umständen in reicher Zahl an dem Prothallienkörper auftreten.

Solche Adventivsprossen wachsen einmal in solchen Fällen aus den Prothallien hervor, wenn die aufstrebenden Formen durch Beschädigung ihres Scheitels im Weiterwachsen gehemmt sind. Dann treten unterhalb desselben seitlich ein oder auch mehrere Sprosse hervor.

Fig. 33 auf Tafel VI stellt eine durch solche Ursache hervorgerufene Sprofsbildung dar, welche aus einer Gruppe oberflächlicher Zellen des vegetativen Gewebes der Flanke des Prothalliums sich entwickelt und auch den Endophyten von der zweiten Zelllage des Prothalliums her in sich aufgenommen hat. Wie ein aus der Spore entstandenes längliches Prothallium, so zeigt auch dieser und jeder andere Adventivsprofs zunächst einen, wenn auch kurzen, radiär gebauten und meist ringsum mit Wurzelhaaren besetzten Körperteil, welcher dann in die bilaterale Form mit vielen und langen Wurzelhaaren auf der vegetativen Seite und den Antheridien nebst kurzen Geschlechtshaaren auf der generativen Seite auswächst.

Adventivsprosse finden sich auch an alten oder kümmernden Prothallien und dann zuweilen recht zahlreich vor (siehe Fig. 4, 10, 16, 17 und 31 auf Tafel VI); es ist aber nicht leicht, sprossende Prothallien unverletzt aus dem Boden zu isolieren. Derartige Sprosse treten auch hier meist aus den Flanken der Prothallien hervor, mit denen sie durch eine gröfsere oder geringere Anzahl Zellen zusammenhängen. Doch können sie auch aus deren Bauchseite, seltener aus der Rückenseite ihren Ursprung nehmen, welch letztere Entstehungsweise ich indes nur einmal beobachtete. An solchen Adventivsprossen ersten Grades können wieder gleiche Bildungen zweiten Grades hervortreten (siehe Fig. 35 auf Tafel IV), ja auch Bildungen weiteren Grades sind für die nächste Entwicklungsperiode gewifs nicht ausgeschlossen.

Wie die Figuren 35 und 36 zeigen, entstehen die Adventivsprosse aus der Hervorwölbung einzelner oder mehrerer Zellen an der Oberfläche des Prothalliumkörpers, aus welchen durch wenig gesetzmäfsige Teilungen zunächst ein runder oder ovaler Zellkörper gebildet wird, an dem frühzeitig einzelne Wurzelhaare hervortreten. Nachdem diese Anlage eine gewisse Gröfse erreicht hat, bildet sich an ihr zur Entwicklung des bilateralen Hauptteiles derselben ein Scheitelwachstum aus, wie wir es an den aus Sporen entstandenen gestreckten Prothallien bereits kennen lernten. Dafs diese Adventivsprosse nicht nur Geschlechtsorgane, sondern auch Keimpflanzen erzeugen (siehe Fig. 10 auf Tafel VI), ebenso, dafs sie nach dem Absterben der Mutterformen als Adventivprothallien selbständig leben können, bedarf keiner besonderen Hervorhebung.

Diese adventiven Bildungen hat das Prothallium von L. Selago vor denen von L. clavatum, L. annotinum, L. complanatum und L. alpinum voraus, auch übertrifft es in der Anzahl derselben das Prothallium von L. inundatum. Nun steht aber die asexuelle Form von L. Selago in der Erzeugung der Sporenmenge den anderen Arten bei weitem nach, was somit ihre sexuelle Form mittelst der adventiven Bildungen in gewissem Grade ausgleicht.

An den Prothallien exotischer Formen sind bis dahin adventive Sprossungen nicht bekannt geworden; dafür aber hat Treub die Bildung von zweierlei Brutknospen an den vegetativen Sprossen der Prothallien von L. Phlegmaria gefunden, die so reichlich auftreten, dafs nur die wenigsten der im Freien angetroffenen Prothallien direkt aus der Spore gebildet waren. Den europäischen Formen fehlen diese Gebilde.

Der Embryo und die Keimpflanzen von Lycopodium Selago.

Die meisten Prothallien, die ich fand, besafsen Embryonen oder auch bereits Keimpflanzen. Nur einmal traf ich zwei Keimpflanzen an einem Prothallium an. Wenn auch in einzelnen dieser sexuellen Formen mehrere Embryonen entstehen, so wird es namentlich den schmächtigen Exemplaren nicht möglich sein, mehr als eine Keimpflanze auszubilden.

Die Embryonen liegen lose in dem Gewebe des Prothalliums und können deshalb leicht freigelegt werden. Die embryonale Entwickelungsgeschichte lückenlos zu verfolgen, gestattete mir leider mein Material nicht, aber es reichte aus, um mich über dieselbe vollständig zu orientieren.

Übereinstimmend mit den schon an anderen Arten dieser Gattung gemachten Beobachtungen fand sich auch hier, dafs die befruchtete Eizelle vergröfsert wird, ehe sie ihre erste Teilung eingeht. Sie kann eine verhältnismäfsig umfangreiche, sehr zartwandige Zelle von der bereits besprochenen Form bilden, bevor ihre erste Wand, die Basalwand, sie in zwei ungleiche Teile zerlegt und dem Archegoniumhalse zu den Embryoträger abschneidet, welcher später am Fufse der Keimpflanze als gröfste Zelle hervortritt (siehe Et in Fig. 43 Taf. VII). Auch die folgenden Teilungswände: die Transversal- (II), die Median- (III) und die Epibasalwand (IV) treten genau in der für L. clavatum und L. annotinum beschriebenen Folge und Weise auf. Es stimmt somit die erste Periode der Keimesentwickelung, also die Aufführung des Grundbaues des Keimes von L. Selago mit der anderer Arten dieser Gattung überein.

In der weiteren Entwickelung des Keimes, also in der Ausführung des Grundbaues aber treten bemerkenswerte Abweichungen von den anderen einheimischen Arten auf. Der Embryo erinnert in seiner ferneren Gestaltung an den von L. Phlegmaria.

Der Fufs erhält nur eine geringe Ausbildung und nicht die ausgebauchte kugelige Form, wie bei den oben besprochenen Arten, sondern bleibt mehr konisch zugespitzt und hat die grofse Embryoträger-Zelle (Et in Fig. 43) an seiner Spitze. Papillöse Ausstülpungen seiner Saugzellen treten selten stark hervor; seine Abgliederung von der Stammetage durch die Teilungswand IV bleibt während der ganzen Keimesentwickelung gut erkennbar.

Die Stammetage hebt sich durch ihre kleineren, reich mit Nährstoffen ausgestatteten Zellen deutlich von der Fufsetage ab. Sie wird zunächst zu einem wenig differenzierten, parenchymatischen Zellkörper entwickelt, der schon in sehr jugendlicher Form in den an der Erdoberfläche wachsenden Prothallien reich mit Chlorophyll ausgestattet erscheint. Die konvexe Keimseite tritt wenig hervor und, wie Fig. 41 auf Tafel VII zeigt, stellt die Stammetage in einem gewissen Ent-

wickelungsstadium einen kurzen, cylindrischen, nach einer Seite ein wenig abgeflachten, parenchymatischen Gewebekörper dar, dessen erhöhter Zellhöcker zum ersten Blatte, dem Kotyledon (K) auswächst. An einer Stelle der dachig abgeflachten Seite des Keimes differenziert sich allmählich sein Scheitel (α), und der an die Fufsetage grenzende Teil stellt das Hypokotyl des Keimes dar.

An einem jüngeren als dem durch Fig. 41 dargestellten Embryo ist ein Wachstum mit Scheitelinitialen nicht bemerkbar. Die Zellen der ganzen Stammetage beteiligen sich zunächst alle rege an der Herstellung eines Zellkörpers, an dem sich später allmählich die Scheitelstelle durch besonders hervorragende Teilungen von Zellen als sanfter Höcker differenziert, während sich gleichzeitig das Keimblatt durch sein lokales Wachstum hervorbildet. Um diese Zeit nimmt auch durch Längsteilungen im Innern dieser Etage die Anlage des zentralen Bündels ihren Anfang, und meist vor dem Hervorbrechen des Keimes wird auch die Anlage des zweiten Blattes und der ersten Wurzel bemerkbar.

Ein nach Art einer Kalyptra über dem Embryo wachsendes Prothalliumgewebe, wie es Treub bei L. Phlegmaria fand, fehlt hier. Die den Keim deckende Schicht beharrt so lange in der Weiterbildung von generativen Organen, als die Umstände es gestatten, und wird endlich von dem fertig gebildeten Keime durchbrochen. Durch ein sehr ergiebiges interkalares Wachstum ihres Hypokotyls führt die Keimpflanze ihre Stammknospe nebst dem Keimblatte an das Licht. Das Hypokotyl der aus der Erde oder aus dichtem Moosrasen emporstrebenden Keimpflanze kann über ein Centimeter Länge erreichen (Fig. 7, 26 und 27 Tafel VI), in anderen Fällen dagegen bleibt es recht kurz (Fig. 21). Auf Tafel VI sind eine Anzahl von Keimpflanzen in ihren verschiedenen Entwickelungszuständen zur Anschauung gebracht.

Die Scheitel der ganz jungen Keimpflanzen haben zunächst konische Form, mit zunehmender Stärke derselben bildet er einen rundlichen Höcker und erhält endlich an älteren Pflanzen die typische flache Form. Die Vegetationskegel dieser jungen Keimpflanzen bieten besonders günstige Objekte für das Studium des Scheitelwachstums von Lycopodium deswegen dar, weil sich an ihnen die Scheitelmitte gut feststellen läfst. Eine Darstellung eines solchen Scheitels

zeigt Fig. 45 auf Tafel VII, wo die Zelle α als augenblicklich einzige Initiale gelten kann, ohne dafs sie durch Gröfse und Teilungsart vor anderen ausgezeichnet erscheint.

Die erste Verzweigung der Keimpflanze tritt spät auf. In dem in Fig. 26 und 27 dargestellten Alter schreiten die Pflanzen meistens zur ersten Anlage derselben. Diese sowie alle übrigen Verzweigungen unserer einzigen aufrechten, einheimischen Art sind echt dichotomisch und finden in sich kreuzenden Ebenen statt. Schon nach der zweiten Verzweigung können diese Keimpflanzen Sporen erzeugen, während von anderen einheimischen Arten nur ganz alte Pflanzen zur Sporenentwicklung schreiten. Die Brutknospen oder Bulbillen treten an der Keimpflanze meist schon nach der ersten Sporenentwicklung auf. Die vegetative Vermehrungsweise, welche bei den kriechenden Arten durch Absterben der älteren Pflanzenteile und Selbständigwerden ihrer jüngeren Sprosse erfolgt, wird bei unserer aufrechten Art durch ein Ausstreuen von Sprossen, nämlich den Bulbillen, besorgt.

Das erste Blatt der monokotylischen Keimpflanze, also das Keimblatt (Bl. 1 in Fig. 25—27), unterscheidet sich im normalen Zustande nicht von den übrigen Blättern; es besitzt ein Gefäfsbündel und auf seinen beiden Flächen Spaltöffnungen, ferner eine Atemhöhle wie die anderen Blätter und auch mit ihnen übereinstimmende Form. Nur zuweilen wird das Keimblatt durch Beeinflussung des Bodens bei seiner Aufwärtsführung aus dem Erdinnern unnormal gestaltet. Das zweite Blatt steht dem ersten niemals genau gegenüber, sondern höher und etwas verschoben und beginnt mit den folgenden Blättern eine spiralige Blattstellung (Fig. 25—27).

Das zentrale Gefäfsbündel ist in langgestreckten, dünnen Formen der Keimpflanze zunächst sehr einfach und beginnt über dem Fufse mit einem monarchen, aus wenig Tracheïden bestehenden Holz- und einem ebenso einfachen Bastteile. Nahe dem ersten Blatte oder auch später wird es diarch und zeigt zwei seitliche Tracheïdenteile, zwischen welchen diametral der aus zwei Siebteilen bestehende Bast gelagert ist. Bei starken, gedrungenen Keimpflanzen beginnt das Gefäfsbündel am Grunde des Hypokotyls gleich mit zwei Tracheïdenteilen. Aus solcher Form geht das Bündel weiter oben mit zunehmendem Umfange des Stengels in drei, darauf in vier Tracheïden

mit ebenso viel alternierenden Siebteilen über. Umgeben wird das zentrale Bündel von einem mehr oder wenig gut ausgebildeten einfachen Perikambium und einer meist zweischichtigen Endodermis, darauf folgt eine dünnwandige innere und eine meist aus stark verdickten und getüpfelten Zellen bestehende äufsere Rinde.

Die erste Wurzel bildet sich nach ihrer sehr nahe am Fufse erfolgenden Anlage langsam hervor. Sie ist eine endogen entstehende Seitenwurzel, die aber nicht immer am Grunde des Keimblattes, wie Treub für die Keimpflanze für L. Phlegmaria angiebt, entsteht, sondern zu diesem die Stellung wechselt (vgl. z. B. Fig. 20, 21 und 22 Tafel VI). Da ihre Anlage noch im embryonalen Gewebe des Keimes vor sich geht, so kann zu ihrer Ausbildung die ganze Rinde bis auf ein oder zwei Zelllagen Verwendung finden (Fig. 43 Tafel VII), während die übrigen Wurzeln in der inneren Rinde entstehen. Das zentrale Gefäfsbündel der Keimpflanze führt am Grunde des Hypokotyls in einem Bogen in die erste Wurzel, ohne nach dem Fufse Tracheïdenzellen abzuzweigen (Fig. 42 und 43 Tafel VII).

Meist entstehen im Hypokotyl der Keimpflanze noch eine zweite und dritte Wurzel und in dem beblätterten Teile derselben weitere derartige Gebilde. Die Wurzeln werden auch bei der Keimpflanze, etwa 1 mm vom Scheitel entfernt, in der inneren Rinde und an verschiedenen Seiten des Stengels erzeugt (vgl. darüber S. 77 f). Sie wenden sich bei dieser Pflanze schon während ihrer Anlage abwärts (siehe Fig. 44 auf Tafel VII) und wachsen dem Gefäfscylinder parallel in der Pflanze eine Strecke hinab, indem die junge Wurzelspitze die Stengel-Rinde verschleimt und resorbiert, um endlich an einer geeigneten Stelle dieselbe zu durchbrechen und in das Erdreich zu wachsen (Fig. 27 Tafel VI).

In dem beblätterten, oberen Teile der Keimpflanze zeigen sich in Querschnitten oft zwei, seltener drei innere Wurzeln auf einmal. Die Querschnitte derselben sind meist infolge des Druckes der Stengelrinde elliptisch und von ihr durch einen Kranz klerenchymartiger, getüpfelter Zellen abgegrenzt, welchen Strasburger irrtümlich als eine vom Rindengewebe des Stammes um die inneren Wurzeln gebildete „Scheide“ auffafst [1]). Ein Längsschnitt durch den Stamm,

1) Strasburger, Einige Bemerkungen über die Lycopodiaceen, Bot. Zeit. 1873 S. 109.

der aufser einer eingeschlossenen Wurzel auch zugleich ihren aus dem Stamme hervortretenden Teil trifft, lehrt vielmehr, dafs diese vermeintliche „Scheide" ununterbrochen nach aufsen auf die äufsere Rinde der Wurzel führt. Dieser Rindenteil bildet sowohl innerhalb wie aufserhalb des Stammes, im Querschnitt gesehen, einen Kranz stark verdickter und getüpfelter Zellen um den zentralen Wurzelteil. Mit den dünnwandigen Zellen der inneren Rinde hängt die äufsere Rinde nur lose zusammen und ist auch teilweise, namentlich in den von dem Stengel eingeschlossenen Wurzelteilen, von ihr getrennt, so dafs Hohlräume in dem Wurzelkörper entstehen. Mit den Rindenelementen des Stengels erscheint die äufsere Rinde der eingeschlossenen Wurzel in ihrem ganzen Umfange innig verkittet. Das Bindemittel bildet der Pflanzenschleim, welchen die Wurzelspitzen bei ihrem Wachstum im Stamminnern durch Digerieren des vor ihnen liegenden Rindengewebes erzeugten.

Die Bündel der ersten und zweiten Keimwurzel sind meist sehr einfach und bestehen, wie auch die im Grunde des Hypokotyls befindlichen, aus nur einem Tracheïden- und einem Siebteile. Die folgenden Wurzeln erhalten aber schon die zwei seitlichen Tracheïdengruppen, zwischen welchen die aus zwei Siebteilen bestehenden Bastelemente lagern. Die Verzweigungen der Wurzeln sind echt oder modifiziert dichotomisch.

Adventive Sprossungen habe ich an der Keimpflanze nicht angetroffen. Nur einmal sah ich an einem sehr jungen Pflänzchen, dessen Scheitel nach der Bildung der ersten beiden Blatthöcker abgestorben war, dafs letztere reich mit Protoplasma ausgestattet waren und ihre Zellen bei reger Teilung im Begriffe standen, rundliche Gewebekörper zu bilden, die vielleicht Adventivsprosse werden sollten.

Die Keimpflanze gleicht, von ihrem Fufsteile abgesehen, ganz den aus Brutknospen hervorgebildeten Pflänzchen. Gegenüber den Keimpflanzen der anderen europäischen Arten zeigt sie nicht nur in ihrer embryonalen Entwicklung, sondern auch in ihrer Form bedeutende Abweichungen und bestätigt, wie auch die generative Form thut, dafs L. Selago keinem einheimischen Lycopodium nahe steht. Die Keimpflanze von L. Selago zählt mit der von L. inundatum zu den einkeimblättrigen Lycopodien. Letztere Art aber vertritt unter den einheimischen die Gruppe der freifüfsigen, wie man die Lyco-

podien nennen könnte, deren Embryofuſs auſserhalb des Prothalliums entwickelt wird, zum Unterschied von den übrigen nicht freifüſsigen oder umschlossenfüſsigen, deren Fuſs innerhalb des Prothalliums seine Ausbildung findet, zu welcher Gruppe auch die Keimpflanze von L. Selago gehört.

Nachtrag. Während des Druckes dieser Abhandlung erhielt ich noch Einsicht in eine Arbeit von Lüstner: „Beiträge zur Biologie der Sporen" (Inauguraldissertation. Wiesbaden 1898), welche den Zusammenhang der Oberflächenbeschaffenheit der Sporen mit den Keimungsbedingungen derselben zu ermitteln sucht. Von diesen Untersuchungen interessieren uns hier nur die auf die Sporen der Lycopodien bezüglichen Angaben. Der Verfasser unterscheidet bei diesen Sporen drei Typen, die, wie er angiebt, nach der Ausbildung ihrer Oberfläche sich mit den drei Treubschen Prothallientypen: dem Typus annotinum, dem Typus Phlegmaria und dem Typus cernuum decken. Seine diesen entsprechenden Sporentypen sind 1) die „Netzsporen" mit netzförmig verbundenen Leisten auf ihrer Oberfläche, 2) die „Tüpfelsporen" mit getüpfelter Oberfläche und 3) Übergangsformen, deren Oberfläche nur schwach entwickelte Leisten zeigt. Die Unbenetzbarkeit der Netzsporen unserer vier einheimischen Arten: L. clavatum, L. annotinum, L. complanatum und L. alpinum findet er, wie auch hier auf Seite 6 dieser Abhandlung gezeigt wurde, durch eine an der Oberfläche der Sporen längere Zeit beharrende Lufthülle bedingt, mit dem Unterschiede, daſs ich sie in den winzigen Kapillarien der Exine adhärierend finde, während sie nach Lüstner in Kammern eingeschlossen gehalten wird, welche ein oberflächlich über die bienenzellartigen Vertiefungen ausgespanntes Häutchen nach auſsen abschlieſsen soll. Die Benetzbarkeit dieser Sporen könne erst durch eine Zerstörung des Auſsenhäutchens der Luftkammern erfolgen. Diese Ansicht Lüstners bedarf noch einer weiteren Bestätigung.

Durch die von Fankhauser, Treub, Goebel und mir bekannt gewordenen Prothalliumfunde kam Lüstner zu dem Schlusse, daſs die Oberflächenbeschaffenheit der Sporen in engem Zusammenhange mit ihren Keimungsbedingungen stehe, und zwar so, daſs die „Netz-

sporen“ nur unterirdisch keimen und in ihrem ersten Entwickelungsstadium auf eine Symbiose mit anderen Gewächsen angewiesen sind im Gegensatze zu den „Tüpfelsporen“, die, da sie benetzt werden können, eine rasch eintretende, oberflächliche Keimung eingehen. Für die Sporen des Übergangstypus mit reduzierten Leisten scheint Lüstner keine Luftkammern anzunehmen; sie erreichen nach ihm nur eine geringe Bodentiefe und sind, um zu keimen, auch auf Symbiose angewiesen.

Die Frage, wie die Netzsporen in ein unterirdisches Keimbett gelangen, eine Frage, welche meine Prothalliumfunde mir schon vor einer Reihe von Jahren zur Beantwortung vorlegten (siehe S. 5 u. f.: „Deutung der Fundorte“), hat Lüstner in ähnlicher Weise wie ich zu ermitteln versucht; nur bediente er sich zu seinen Versuchen eines vielleicht nicht ganz einwandfreien, künstlichen Bodens aus zerbröckelten Torfstücken und traf daher auch sehr zahlreiche Sporen im Sickerwasser an, ein Resultat, auf welches das wirkliche Vorkommen der Prothallien in der Natur eine überaus schlechte Probe ist (siehe darüber auch S. 8). Wenn dem so wäre, wie solcher Versuch glaubhaft machen will, so müfsten die Prothallien leicht und in grofser Zahl, namentlich bei den Standorten der sporentragenden Pflanzen gefunden werden können, und das Forschen nach diesen Gebilden hätte nicht bis gegen das Ende des neunzehnten Jahrhunderts fortgesetzt zu werden brauchen. Meldet doch auch Goebel (Bot. Zeit. 1887 S. 164) von einem Standorte am Serrahner See, an welchem er L. annotinum und L. Selago in „überraschender Menge und Schönheit“ vorfand, aber von den Keimpflanzen beider Arten nichts entdeckte (vergl. auch S. 3 dieser Abhandlung). Überhaupt stimmen die an meinen Prothallienfunden gemachten Erfahrungen nicht mit den aus der Oberflächenbeschaffenheit der Sporen gezogenen Schlüssen Lüstners überein.

Meine Funde, die sich auf die von den beiden gegensätzlichen Sporentypen, den Leisten- und Tüpfelsporen, entwickelten Prothallienformen beziehen, haben nicht zwei, sondern drei Typen ergeben, welche trotz der extremen Oberflächenbeschaffenheit der zugehörigen Sporen eine einheitliche Lebensweise besitzen. Alle drei Typen können als echte Saprophyten unterhalb der Erdoberfläche Geschlechtsreife erlangen und dann auch wieder übereinstimmend an der Ober-

fläche, mit ihrem generativen Teile aus dem Boden hervorragend, Chlorophyll entwickeln und als Halbsaprophyten leben. Auch beherbergen alle drei Endophyten. Das Tüpfelsporen-Prothallium von L. Selago ist kein ausgesprochenes Oberflächengebilde.

Unsere fünf kriechenden einheimischen Arten besitzen Leistensporen (Netzsporen nach Lüstner), deren Leisten bei L. clavatum und L. annotinum verhältnismäfsig hoch, bei L. complanatum und L. alpinum mittelhoch und endlich bei L. inundatum flach sind. Gerade also diejenigen Arten, deren Sporenoberfläche die höheren Netzreliefe aufweist und die mit Leichtigkeit tief in den Boden eindringen können, erzeugen Prothallien, die sich an ihrem oberen Teile sehr verbreitern und mehr für eine Entwickelung an der Erdoberfläche geschaffen erscheinen. Einige sind von mir auch oberirdisch gefunden (siehe S. 9 Anm.) und in eigener Kultur bei solcher Wachstumsweise längere Zeit erhalten worden (siehe S. 81). Die Prothallien der Sporen mit mittelhohen Leisten drücken in ihrer Körperform schon besser eine unterirdische Lebensweise aus. Doch können auch diese Prothallien, mit ihrem generativen Teile aus dem Boden hervorragend, gut fortkommen, wie mir ihre Kultur zeigte. Endlich die dritte Gruppe der Leistensporen, die Sporen des Übergangstypus, die nur wenig unter die Erdoberfläche gelangen sollen, bilden Prothallien aus, die sich durch ihre Blattorgane als die am besten oberirdischen Lycopodien-Prothallien kennzeichnen.

Aus dem Gesagten geht hervor, dafs die Keimungsbedingungen der Sporen unserer einheimischen Lycopodien nicht durch das Gepräge ihrer Exine zum Ausdruck kommen. Die Struktur der Sporenoberfläche bietet uns zunächst Merkmale für die Verwandtschaftsbeziehungen der Lycopodien zu einander dar, die aber am deutlichsten durch deren Geschlechtsgeneration hervortreten. Es stimmen deswegen mit den Prothallientypen auch die nach dem Baue der Exine aufstellbaren Sporengruppen überein. Der Zweck der Tüpfel auf der Sporenoberfläche von L. Selago und der schwach entwickelten Leisten auf der von L. inundatum erscheint mir nicht hinreichend geklärt. Die gegen Benetzung schützende Grubenbildung der Leistensporen dient, wie auch den mit analogen Bildungen versehenen Samen und Pollen höherer Pflanzen, in erster Linie der Ausbreitung durch Wind und Wasser (siehe S. 6), und unsere verbreitetsten Ly-

copodien (L. clavatum und L. annotinum) besitzen deshalb diese Sporeneinrichtung in bester Form. Durch den Besitz des Leistenreliefs erhalten diese Sporen zugleich die Fähigkeit, mit Hilfe des Wassers in den Boden zu gelangen, wie wir wissen. Weshalb sie aber trotz solcher Ausrüstung sowenig die Bedingungen erreichen, welche zur Entwickelung von Prothallien erspriefslich sind, bleibt zunächst noch unerklärbar. Vielleicht verlieren diese Sporen auf dem dauernd nafsen Waldboden, auf den sie im Herbste fallen, ihre Unbenetzbarkeit sehr bald, und eine etwa eintretende oberirdische Prothalliumentwickelung, welche immer mehrere Jahre in Anspruch nimmt, dürfte meistens durch trockene Sommertage vernichtet werden. Nur eine zufällige Einbettung der Sporen scheint eine erfolgreiche Keimung zu sichern (siehe S. 9).

Zusammenfassende Schlufsbemerkungen.

Die Lycopodien besitzen in ihrer sexuellen Generation nach den nunmehr über dieselben vorliegenden Ergebnissen eine auffallende Vielgestaltigkeit der Formen, wie keine andere Abteilung der Pteridophyten. Bei den sechs europäischen Arten treten uns nicht weniger als vier durch ihre charakteristische Beschaffenheit auseinander zu haltende Gruppen entgegen, die ich, wie es Treub für exotische Formen gethan hat, in Typen unterschied, und zwar in die Typen: L. clavatum (Typus I), L. complanatum (Typus II), L. Selago (Typus III), dazu kommt der durch Goebel bekannt gewordene Typus von L. inundatum (Typus IV). Letzterer deckt sich mit dem von Treub aufgestellten Typus von L. cernuum, zu dem die exotischen Lycopodien noch den von L. Phlegmaria (Typus V) ergaben.

Die Typen I bis III haben unter den bis dahin bekannten exotischen Lycopodien-Prothallien keine Vertreter, und der Typus des L. Phlegmaria findet wieder unter den einheimischen kein Analogon. Man hat somit die sexuelle Generation der Lycopodien, soweit sie bekannt ist, nach fünf verschiedenen Typen zu unterscheiden.

Die Prothallien aller dieser Typen (mit Ausnahme des sehr zurückgebildeten von L. Phlegmaria) besitzen einen konischen oder eiförmigen, mit Wurzelhaaren besetzten, aufrecht wachsenden und radiär gebauten Gewebekörper, der an seinem basalen Teile mit einer Spitze, dem zuerst aus der Spore entwickelten Teile, beginnt und an dem aufwärts gerichteten, dem generativen Teile, beiderlei Geschlechtsorgane mit Paraphysen oder Blattorganen oder auch ohne solche trägt. Der vegetative und generative Prothalliumteil wird von einem meist zwischen beiden Teilen gelagerten Meristem weiter entwickelt, welches auch die Prothallien mehrerer Typen durch ein einseitiges Wachstum aus ihrer radiären Struktur in eine dorsiventrale überführt.

Den sie unterscheidenden Charakter erhalten diese Typen namentlich durch ihren Bau und ihre Gestalt, weniger durch die Lebensweise. Saprophytisch leben von den europäischen Arten die Typen I, II und III, ferner von den exotischen Typus V, wobei zu bemerken ist, dafs bei solchen Formen Chlorophyllbildung eintritt, wenn sie über den Boden hervortreten und an das Licht gelangen. Diese Chlorophyllbildung wird namentlich bei den Prothallien des Typus III eine reiche. Solche Prothallien leben dann an der Erdoberfläche als Halbsaprophyten und stellen durch ihre Lebensweise, die sowohl ganz- als auch halbsaprophytisch sein kann, eine Übergangsform von den saprophytischen Typen zu denen des Typus IV dar, dessen Prothallien von ihrem jüngsten Entwickelungsstadium an Chlorophyll führen.

Der Gestalt nach bilden namentlich die Prothallien des Typus I an ihrem oberen Teile recht abgeflachte Formen und wachsen in dorsiventraler Struktur ganz oder teilweise aus (siehe z. B. Fig. 35 auf Tafel II). Weniger flachen sich die des Typus III aus, und die unterirdischen Formen erzeugen meist nach dem Aufbau einer radiären Grundform einen einseitig dorsiventral fortwachsenden, strangartigen Gewebekörper. Rübenförmig, also am oberen Teile mehr zusammengeschlossen sind die Prothallien der Typen II und IV, von denen die des Typus IV eine Lappenkrone tragen. Einen sich vielfach verzweigenden, strangförmigen Gewebekörper ohne Übereinstimmung mit anderen Typen besitzen die Prothallien des Typus V.

Die charakteristischsten Unterschiede aber zeigen die Prothallien der einzelnen Typen in ihrem Baue.

Ein achsiles, aus weiten und langgestreckten, sich deutlich abgrenzenden Zellen bestehendes Gewebe besitzen die Prothallien der Typen I, II und III. Es wird von einem mit Wurzelhaaren besetzten Gewebemantel umschlossen, welcher sich bei Typus I in drei, bei Typus II in zwei verschiedene Zellschichten differenziert und bei Typus III ein gleichartiges Gewebe bildet. Den Prothallien des Typus IV scheint es, wie aus den Darstellungen von Treub und Goebel hervorgeht, an einer inneren Differenzierung ihres Gewebekörpers zu fehlen, dagegen weisen die Sprosse der Prothallien des Typus V ein deutlich hervortretendes, achsiles, kurzzelliges Gewebe auf, welches bei starken Sprossen von weiteren und längeren Zellen durchzogen wird.

Zu diesen charakteristischen Merkmalen der einzelnen Prothallientypen kommen noch andere bemerkenswerte, so die ungleiche Halslänge der Archegonien, die bei Typus IV nur eine Halskanalzelle besitzen, dagegen bei den Typen III und V deren bis fünf und sechs, bei Typus I bis zehn und bei Typus II bis vierzehn aufweisen.

Auch die mannigfache Entwickelungs- und Lebensdauer der Prothallientypen bietet Verschiedenheiten dar. Die Bildung adventiver Sprossungen aus einer oder mehreren Zellen der Oberfläche der Prothallienkörper (Typus III) oder an Stücken ihrer Lappenkrone (Typus IV), ferner die eigenartigen Auswüchse der „tubercules" der Prothallien von Lycopodium cernuum, endlich die Erzeugung von Brutknospen (Typus V) sind noch hervorragende unterscheidende Merkmale einzelner Prothallientypen.

Ebenso bieten auch die Entwicklungsgeschichte der aus diesen Prothallientypen erzeugten Keime, ferner die Keimpflanzen und die sporentragenden Formen sowie die Struktur der Oberfläche ihrer Sporen bemerkenswerte Abweichungen dar.

Aus diesen eben hervorgehobenen Thatsachen ergiebt sich, dafs die besonders durch ihre geschlechtliche Generation hervortretenden Lycopodien-Gruppen nicht in naher Verwandtschaft zu einander stehen, namentlich nicht in solcher, wie man bei Pflanzenarten, die zu einer Gattung Zusammenstellung gefunden haben, erwarten sollte. Diese Erkenntnis führt auf eine Trennung der Lycopodien in Gruppen oder besser noch in Gattungen, für die neue Namen zu geben ganz am Platze wäre. Es entstehen so viel Gruppen als die geschlechtliche

Generation Typen erkennen läfst. So würden z. B. die sechs europäischen Arten in vier Gruppen (Gattungen) zu teilen sein, von denen nur die der Typen I und II durch je zwei Arten, die der Typen III und IV durch je eine Art vertreten sind. — Diese artenarmen jetzt noch vorkommenden Lycopodien sind die sehr reduzierten Nachkommen einer in der Vorzeit eine hervorragende Rolle spielenden Pflanzenfamilie, deren Abstammung von gemeinsamen Stammeltern nicht geleugnet werden kann; allein ihre sehr beträchtlichen Differenzierungen weisen auf eine lange, getrennt verlaufende Entwicklungsperiode, also auf eine Sonderung in uralter Zeit hin.

Die Stellung der Lycopodien zu den übrigen Klassen der Pteridophyten erscheint nach der Kenntnis ihrer sexuellen Formen in einem ganz anderen Lichte.

Für ihre nahe Verwandtschaft mit den Ligulaten, speziell mit der gestreckte Stengel bildenden Familie Selaginella, wie des öfteren betont worden ist, sind nur wenig Anknüpfungspunkte gegeben. Die alte dichotomische Verzweigungsform, welche sich bei Lycopodium und Selaginella bis auf unsere Zeit erhalten hat, läfst uns beide als alte Pflanzen-Formen vergangener Zeiten erkennen. Als Zeugnis für ihre Zusammengehörigkeit kann diese allerdings kaum gelten. Übrigens wird diese Verzweigungsform seltener rein, meist modifiziert dichotomisch entwickelt und im Laufe der weiteren Entwicklung in die neuere, die monopodiale Verzweigungsform umgestaltet. Die Übereinstimmung im Bau der Sporangien beider Abteilungen giebt allerdings ein nicht ganz abzuweisendes Merkmal eines gewissen Verwandtschaftsgrades, dem aber eine Reihe anderer zum Teil wichtiger Unterschiede entgegenstehen, die eine nahe Verwandtschaft wieder sehr in Frage stellen und mehr für eine durchgreifende Trennung beider sprechen.

Selaginella besitzt zweierlei Sporen, aus denen sich diözische, sehr rudimentäre, in den Sporen eingeschlossene Prothallien entwickeln in einer Form, durch die sie den höheren Pflanzen sehr nahe gestellt erscheinen. Lycopodium dagegen erzeugt nur einerlei Sporen, aus denen sich eine Geschlechtsgeneration bildet, die in den europäischen Formen die höchstentwickelte aller Pteridophyten darstellt, durch welche sie sich in ihrer Verwandtschaft von den höheren Pflanzen sehr entfernen und den Moosen nahe kommen. Auch in

ihren Antheridien, Spermatozoïden und Archegonien stimmen diese Familien unter sich nicht überein. Bei der Keimesentwicklung wird in beiden übereinstimmend :die hypobasale Keimhälfte zu einem Embryoträger umgebildet, was beide den Gymnospermen verwandt erscheinen läfst, ohne dafs hierdurch ihre Verwandtschaft miteinander besonders gestützt erscheint, denn in der embryonalen Entwicklung beider treten wesentliche Unterschiede auf. Bei Lycopodium vergröfsert sich die Eizelle vor ihrer ersten Teilung, bei Selaginella tritt das Umgekehrte ein, ferner ist auch die Verwertung der Keimteile derselben sehr verschieden. Während bei Lycopodium das epibasale Glied der Keimzelle zum Fufse und die Oktantenabschnitte zum Kotyl und Hypokotyl entwickelt werden, bildet sich bei Selaginella das epibasale Glied zu einem ansehnlichen Hypokotyl aus, welches den Hauptteil des Keimes ausmacht. An seiner Basis entsteht der Fufs (dessen Ausbildung z. B. bei Sel. spinulosa unterbleibt), und aus den Oktantenabschnitten entwickeln sich nur das Kotyl und Hypokotyl. Auch durch die frühe Differenzierung des zentralen Gefäfscylinders im Keime unterscheidet sich Selaginella von Lycopodium. Wenn nun auch die Wurzelgebilde der Keimpflanzen beider Familien seitlich am Hypokotyl hervortreten, so entstehen diese bei Lycopodium über dem Fufse endogen als echte Wurzeln, bei Selaginella unterhalb desselben und werden bei letzterer Familie wie jede der folgenden Wurzeln in mehr oder weniger langen Stielen, den Wurzelträgern, erzeugt. Während bei Lycopodium die folgenden Wurzeln in akropetaler Folge auftreten, erscheinen dieselben bei Selaginella in ganz ungewöhnlicher Weise. Sel. spinulosa erzeugt alle Wurzelbildungen nur am Grunde des Hypokotyls, die anderen Arten, soweit ich sie untersuchen konnte [1]), bilden hier aufser dem Keimwurzelgebilde noch zwei Wurzeln mit ihren Stielchen, also im ganzen drei. Alle übrigen derartigen Bildungen aber entstehen in den Winkeln der Stengel-Verzweigungen. Auch in der Bildung der Ligula und dem Bau der Stengel mit den charakteristischen Lagunen unterscheidet sich Selaginella wesentlich von Lycopodium. Nach solcher Vergleichung der beiden Familien von Lycopodium und Selaginella erscheint ihre gegenseitige Verwandtschaft nicht nahe,

1) Siehe Bruchmann, Über Selaginella spinulosa A. B. S. 34.

und es dürfte der Unterschied zwischen den Selaginellen und den Gymnospermen meiner Auffassung nach geringer sein als der zwischen den Selaginellen und den Lycopodien.

Ob zwischen den Lycopodien und den Ophioglossen nahe Verwandtschaft besteht, mufs noch eine nähere Bekanntschaft der sexuellen Generation der letzteren ergeben. Farne und Schachtelhalme zeichnen sich durch dorsiventrale Prothallien aus, die Thallome darstellen, welche dem Thallus der Lebermoose sehr ähnlich sind, wodurch denn die Farne und Schachtelhalme den Lebermoosen nahe kommen. Den Prothallien der Lycopodien ist ein radiärer Bau eigen, sie stellen Kaulome dar, die mit ihrer hohen morphologischen Differenzierung und dem andauernden Wachstum durch ein Meristem die morphologisch höchste generative Form der Pteridophyten bilden. Diese Prothallien besitzen auch eine höhere Differenzierung als die geschlechtliche Form der Laubmoose, deren Stengel in ihrer Struktur namentlich den Prothallien-Typen I und II von Lycopodium nachstehen. Erwägt man noch, dafs die Prothallienformen aller Pteridophyten der Gegenwart zurückgebildete und vereinfachte geschlechtliche Formen der Vorzeit darstellen, so müssen unsere Lycopodien-Prothallien in ihrer meist saprophytischen Lebensweise und teilweise unterdrückten Laubbildung Nachkömmlinge sexueller Formen der Lycopodien der Vorzeit sein, die auf einer höheren Entwickelungsstufe standen als die der Laubmoose unserer Zeit.

Wir besitzen somit in den Lycopodien eine höchst interessante, rätselhafte Pflanzenabteilung der Pteridophyten, welche hinsichtlich ihrer geschlechtlichen Generation nicht in dem Mafse gegen die Moose zurücktritt, als ihre ungeschlechtliche sich höher ausgebildet hat. Während sie mit ihrer Geschlechtsform den Laubmoosen nahe stehen, ja dieselben noch in morphologischer Differenzierung übertreffen, nähern sie sich in dem Baue ihrer sporentragenden Form wiederum den höheren Pflanzen.

Gotha im August 1898.

H. Bruchmann.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Lycopodium clavatum L.

Fig. 1 bis 13. Darstellungen in natürlicher Gröfse. Die punktierte Linie soll die Grenze der Erdoberfläche bezeichnen. S bedeutet die Spitze der Prothallien.

Fig. 1. Ein kleines Prothallium in Gestalt eines Schälchens mit Antheridienhöcker.

Fig. 2 und 3. Dieselben in gleicher Form mit je einer Keimpflanze.

Fig. 4 bis 8. Prothallien in Schälchenform mit ausgebuchtetem Rande. Fig. 5 zeigt zwei Antheridienhöcker.

Fig. 9 und 10. Prothallien in Schälchenform mit Keimpflanzen.

Fig. 11. Prothallium mit ausgebuchteten, zusammengekniffenen und rinnig abwärtsführenden Randteilen. Die hervorgebildete Keimpflanze besitzt 3 seitliche Wurzelsysteme.

Fig. 12. Mehrfach verzweigte Keimpflanze mit verhältnismäfsig grofsem, sehr unregelmäfsig ausgebildetem Prothallium.

Fig. 13. Keimpflanze mit Fufs (f.) und oberirdisch horizontal wachsendem Stengel.

Fig. 14 bis 35. Beispiele von Prothallienformen in dreifacher Vergröfserung.

Fig. 14. Ein sehr junges kegelförmiges Prothallium.

Fig. 15. Junges Prothallium, dessen generative Seite zu einem Antheridienhöcker emporgetrieben ist.

Fig. 16 bis 24, ferner 27, 28, 32 und 33. Prothallien in einfacherer Form. an Antheridienhöcker. Fig. 16b und 21 Proth. von oben gesehen. Fig. 17 und 18, ferner 27, 28 und 33. Proth. mit jungen Keimpflänzchen.

Fig. 25 und 26, ferner 29, 30, 31, 34 und 35. Gröfsere Prothallien mit unregelmäfsig ausgebildetem Rande.

Tafel II.

Lycopodium annotinum L.

Bei allen Zeichnungen bedeutet S die Prothalliumspitze.

Fig. 1 bis 18. Darstellungen in natürlicher Gröfse.

Fig. 1. Ein kleines Prothallium in Schälchenform.

Fig. 2. Desgl. mit ausgebuchtetem Rande.

Fig. 3 bis 17. Prothallien mit sehr unregelmäfsig ausgebuchtetem, zusammengekniffenem, bei einzelnen Formen gekremptem Rande, dessen Teile auch stellenweise flache, lappige Auswüchse treiben. Fig. 4 bis 6, 8, 11, 12, 14 und 15 zeigen Prothallien, die sich von ihrer Ausgangsstelle, der Spitze (S) aus sehr unregelmäfsig einseitig ausgebreitet haben. Die Prothallien in Fig. 9, 10, 13 und 16—18 zeigen Keimpflanzen. In Fig. 17 grenzt die punktierte Linie den unterirdischen Teil der Keimpflanze von dem oberirdischen ab.

Fig. 19 bis 37. Beispiele von Prothallienformen in dreifacher Vergröfserung. Die einzelnen charakteristischen Formen werden durch die Zeichnungen klar und bedürfen keiner weiteren Deutung. e hervorbrechende Keimpflanzen. Fig. 36 und 37. Durch Absterben der Prothallien freigewordene, selbständig weiterwachsende Prothallienlappen.

Tafel III.

Lycopodium clavatum L.

Fig. 1. Medianer Schnitt durch ein junges Prothallium. S Spitze, wh Wurzelhaare, e äufsere Schicht (Epidermis), t Rinden- und p Pallisadenschicht; die in den Zellen dieser Schichten gezeichneten Wickel sollen das intracellulare Vorkommen eines Endophyten in ihnen kennzeichnen. r ein reich mit Nährstoffen versehenes Speichergewebe. l langgestreckte Grenzzellen zwischen den äufseren Mantelschichten und dem zentralen Gewebe. c das zentrale Gewebe, welches aufwärts in das generative (g) hinüberführt. m das Randmeristem, f die Prothalliumfurche. an Antheridien, ar Archegonien. k ein junger Keim. In dem zum Durchbruche des Prothalliums reifen Keime bezeichnen: Et Embryoträger, F Fufs, W erste Wurzel, Bl erste, den Keimscheitel deckende Blätter, H. G. hypokotyles Keimglied. Vergr. 52.

Fig. 2. Radialer Schnitt durch den Rand des Prothalliums. m Meristem, e äufsere, t Rinden- und r Speicherschicht, l der Zug langgestreckter Zellen, g generatives Gewebe, ar junges Archegonium. Vergr. 150.

Fig. 3. Einzelne Zelle des Speichergewebes. z Zellkern, st zusammengesetzte und einzelne Stärkekörner, f Fettkörper. Vergr. 550.

Fig. 4 bis 10. Darstellung der Entwicklung der Antheridien. Vergr. 150.

Fig. 11. Spermatozoïden, a und b Spermatozoïdenmutterzellen. Vergr. 550.

Fig. 12 bis 18. Darstellung der Entwicklung der Archegonien. Vergr. 150.

Tafel IV.

Fig. 1 bis 18, 31 und 32. Lycopodium clavatum, 19 bis 30. L. annotinum.

Die Figuren 1 bis 18 beziehen sich auf die Keimentwicklung von L. clavatum. Fig. 1 bis 12 sind in der Medianebene des Keimes gesehene Aufnahmen. Vergr. 150.

Fig. 1. Archegonium mit junger, befruchteter Eizelle.

Fig. 2. Die Eizelle zeigt in dem Archegonium die erste Teilungswand.

Fig. 3 und 4. Junge Keime mit Basal- (I) und Transversalwand (II). Fig. 3a. Die Scheitelansicht von Fig. 3, zeigt auch die Medianwand (III). In Fig. 4 hat sich ausnahmsweise die Teilungswand II auch auf die hypobasale Keimhälfte fortgesetzt.

Fig. 5. Junger Keim, der in seiner epibasalen Hälfte aufser der Transversalwand (II) und der in der Papierebene liegenden Medianwand (III) noch die Querwand (IV) aufweist, welche in der epibasalen Keimhälfte die Stammetage von der Fufsetage trennt.

Fig. 6 und 7. In den Keimen beginnt der Ausbau des durch die Teilungswände I bis IV vollendeten Grundbaues.

Fig. 7a. Ansicht der Stammetage von oben, Fig. 7b. Querschnitt der Fufsetage, beide Zeichnungen von dem Keime der Fig. 7.

Fig. 8 bis 12. Embryonen in fortschreitender Entwicklung der beiden Keimetagen. Besonders tritt die Ausbildung der Fufsetage hervor.

Fig. 13. Freipräparierter Embryo, an dem die Anlage der beiden Keimblatthöcker (Bl) bemerkbar wird. Vergr. 52.

Figl 14. Scheitelansicht eines Keimes, in welchem die ersten Differenzierungen bemerkbar werden. a Scheitelstelle, Bl Bildung der beiden ersten Blatthöcker. Vergr 225.

Fig. 15. Die Ausbildung des Keimscheitels und der beiden ersten Blätter im Längsschnitt gesehen. Vergr. 225.

Fig. 16. Ein freigelegter Keim, der aufser dem Keimblattpaar (Bl 1) noch eine weitere Blattanlage (Bl 2) und die erste Wurzelanlage (W) zeigt. Et Embryoträger. Vergr. 52.

Fig. 16a. Scheitelansicht des Keimes von Fig. 16 von oben gesehen. *α* Scheitelinitiale. Vergr. 340.

Fig. 17. Längsschnitt durch einen zum Durchbrechen des Prothalliums fertig gebildeten Keim. S Scheitel, Bl Keimblätter, W Wurzelanlage, F Fufs. Vergr. 100.

Fig. 18. Junge, unterirdische, chlorophyllfreie, weifse Keimpflanze. F Fufs, W erste Wurzel, W2 Anlage einer zweiten Wurzel, Bl Blattschuppen, von denen das erste Paar die Keimblättchen darstellt. Vergr. 10.

Die Figuren 19 bis 29 beziehen sich auf die Keimentwicklung von L. annotinum. Fig. 19 bis 29 sind median gesehene Aufnahmen. Vergr. 150.

Fig. 19 bis 22 zeigen die ersten Teilungen der Eizelle in derselben Folge, wie sie bei L. clavatum auftreten.

Fig. 23. Junger Keim, dessen Ausbildung der Stammetage hinter der des Fufses sehr zurückgeblieben ist.

Fig. 24. Junger Keim, der in seiner Entwicklung den in Fig. 7 und 8 dargestellten von L. clavatum entspricht. Gleichfalls auch die Scheitelansicht (Fig. 24a) und der Querschnitt der Fufsetage (Fig. 24b).

Fig. 25 bis 27. Keime in fortschreitender Ausbildung.

Fig. 28. Ein freipräparierter Keim in seiner Oberflächenansicht. S Stammetage, F Fufsetage, Et Embryoträger. Vergr. 150.

Fig. 29. Ein zum Durchbruche des Prothalliums fertig gebildeter Keim. S Scheitel. Bl erstes Blattpaar, b junge Blattanlagen. Vergr. 32.

Fig. 30. Längsschnitt durch den Scheitel einer älteren Keimpflanze, eine modifizierte dichotomische Verzweigung derselben darstellend. s und s 1 sind die Anlagen der Zweige. Vergr. 225.

Fig. 31. Querschnitt durch den Stengel einer Keimpflanze. a erste Teilungen in der Rinde zur Anlage einer Wurzel. tr Erstlingstracheïden, s Siebelemente, p Perikambium und u Endodermis sind noch in Entwicklung begriffen. Vergr. 340.

Fig. 32. Eine weiterentwickelte Wurzelanlage, im Längsschnitt des Stengels gesehen. E Epidermis, a R äufsere, i R innere Rinde. u Endodermis, p Perikambium. W Wurzelanlage. Vergr. 225.

Tafel V.

Lycopodium complanatum L.

Fig. 1—12. Darstellungen in natürlicher Gröfse. Die punktierte Linie bedeutet die Grenze der Erdoberfläche.

Fig. 1—4 u. 6—9. Prothallien ohne Keimpflanzen. Das Häubchen auf dem rübenförmigen Körper macht den generativen Teil des Prothalliums aus. Fig. 9 zeigt ein oben geteiltes Prothallium.

Fig. 5. Prothallium mit Keimpflanze und erster Wurzel.

Fig. 10—12. Prothallien mit Keimpflanzen in verschiedener Gröfse. W Wurzeln, K Pseudoadventivknospen, welche an den Keimpflanzen meist in grofser Zahl auftreten. Die oberirdischen Teile der Keimpflanzen erhalten zunächst spiralig gestellte Blätter in lineallanzettlicher Form (Fig. 11 u. 12) und in ihrer weiteren Ausbildung platt gedrückte Zweige mit mehr oder weniger ungleich gestalteten Blättern (Fig. 12).

Fig. 13—25 Beispiele von Prothallienformen in dreifacher Vergröfserung.

Fig. 13—16, 18, 19 u. 22—24. Prothallien ohne Keimpflanzen. Bei dieser Vergröfserung sind auch die Wurzelhaare des vegetativen Körperteiles sichtbar.

Fig. 24 stellt das gröfste der von mir gefundenen Prothallien dieser Art dar.

Fig. 17, 20 u. 21. Prothallien mit Keimpflanzen. Die noch unterirdischen chlorophyllfreien, jungen Keimpflanzen besitzen unregelmäfsig geformte Schüppchen.

Fig. 25. Medianer Schnitt durch ein junges Prothallium. s Spitze, wh Wurzelhaare, e äufsere Schicht (Epidermis), r Rindenschicht. Die in den Zellen derselben gezeichneten Wickel sollen das intracellulare Vorkommen des Endophyten bezeichnen. p Pallisadenschicht mit intercellularen Sphaeromen, c scharf gesondertes, zentrales Gewebe, welches nach oben auf das Meristem und das generative Gewebe (g) führt. m Meristem, h ein in Ausbildung begriffener Antheridienhöcker. an Antheridien, ar Archegonien, k junger Keim. Vergr. 52.

Fig. 26. Partie aus der meristematischen Region des Prothalliums im Längsschnitt. m Meristem. h Anlage eines Antheridienhöckers. p Pallisadenzellen. Die Wickel in den Rindenzellen bezeichnen den Sitz des Endophyten. Vergr. 150.

Fig. 27 wie Fig. 26. Regenerierung der Meristemzone, in die der Endophyt sich eingenistet hatte. Die intracellular gezeichneten Kreise in dem Rindengewebe und die intercellularen Langrunde der Pallisadenschicht stellen die Sphaerome des Endophyten dar. Vergr. 150.

Fig. 28. Anormales Antheridium. Vergr. 100.

Fig. 29—31. Entwickelung der Pseudoadventivknospen. Vergr. 32.

Fig. 32—34. Verzweigungen der Haupt- (Fig. 32) und Nebenwurzeln (Fig. 33 u. 34). pl Plerom, pb Periblem, d Dermatogen, kl Kalyptrogen. Vergr. 340.

Tafel VI.

Lycopodium Selago.

Fig. 1—10 Prothallien mit und ohne Keimpflanzen in natürlicher Gröfse. Die punktierte Linie bedeutet die Erdoberflächengrenze.

Fig. 1 ein gedrungenes, Fig. 2 ein längliches, oben chlorophyllhaltiges Prothallium.

Fig. 3 langgestrecktes, chlorophyllfreies Prothallium unterhalb der Erdoberfläche.

Fig. 4 verzweigtes, saprophytisches Prothallium.

Fig. 5—10. Prothallien mit Keimpflanzen, die an der Erdoberfläche (Fig. 5) oder unterhalb derselben gewachsen sind (Fig. 6—10), in gedrungener (Fig. 5 u. 6), wenig gestreckter (Fig. 7) oder mehr gestreckter (Fig. 8—10), einfacher (Fig. 5—8), oder verzweigter Form (Fig. 9 u. 10).

Fig. 11 bis 26. Prothallien mit und ohne Keimpflanzen in dreifacher und

Fig. 28 bis 31 in fünffacher Vergröfserung. Alle vollständigen Prothallien schliefsen nach unten mit einer Spitze ab. Die Fig. 11, 12, 19, 20, 25 und 28 stellen gedrungene, die Fig. 21, 23, 24, 26 und 29 mäfsig gestreckte und die Fig. 13, 14, 15, 22 und 30 längliche Formen dar. Die Fig. 16, 17, 18 und 31 zeigen Prothallien mit Sprossungen.

Fig. 27. Keimpflanze ohne Prothallium. F Fufs, W erste Wurzel Bl 1 erstes Blatt (wie auch bei Fig. 25 und 26).

Fig. 32. Ein junges, langgestrecktes, unterirdisches Prothallium. b Basalzelle der Prothalliumspitze. an Antheridien, wh Wurzelhaare, von welchen nur eine geringe Anzahl gezeichnet ist, gh Geschlechtshaare, welche auf der generativen Seite stehen und die Geschlechtsorgane begleiten. m Meristemscheitel. Vergr. 50.

Fig. 33. Teil eines langgestreckten Prothalliums mit verletzter Scheitelstelle, an dem seitlich ein adventiver Sprofs entsteht. wh Wurzelhaare auf der vegetativen und gh Geschlechtshaare auf der generativen Seite. an Antheridien. Vergr. 50.

Fig. 34. Scheitelteil eines länglichen Prothalliums. an Antheridien, ar Archegonien, gh Geschlechtshaare, wh Wurzelhaare und m Scheitelstelle, die infolge des hervorgetriebenen Geschlechtshöckers ihr Wachstum einstellte. Vergr. 50.

Fig. 35. Adventive Bildungen. Der junge Seitensprofs zeigt drei neue Sprofsanlagen (ad). v vegetative, g generative Sprofsseite. as Ansatzstelle des Sprosses an ein Prothallium. Vergr. 100.

Fig. 36. Längsschnitt durch eine junge adventive Sprofsbildung, die sich aus einer oberflächlichen Zelle eines gröfseren Prothalliums entwickelte. Vergr. 120.

Fig. 37. Medianer Längsschnitt durch ein junges, gedrungenes Prothallium. b Basalzelle, wh Wurzelhaare, e Epidermis, r das mit Reservestoffen ausgerüstete und einen Endophyten beherbergende Mantelgewebe, c das zentrale, g das generative Gewebe, ar Archegonien, k junger Keim, an in Entwicklung begriffene Antheridien, gh Geschlechtshaare. Vergr. 52.

Tafel VII.

Fig. 38—45. Lycopodium Selago, 46—48. L. inundatum.

Fig. 38. Querschnitt durch eine gestreckte, dorsiventrale Prothalliumform, wie sie z. B. durch Fig. 32—34 auf Tafel VI dargestellt ist. v die vegetative, g die generative Prothalliumseite. r das vom Endophyten bewohnte Gewebe der vegetativen Seite. C das stärkeführende zentrale Gewebe. m Randstellen, welche die Grenze zwischen der vegetativen und generativen Seite darstellen, wh Wurzelhaare, an Antheridien, gh Geschlechtshaare. Vergr. 100.

Fig. 39. Gewebepartie, die aus dem Querschnitte von Fig. 38 einen Teil des vom Endophyten bewohnten Prothalliumgewebes darstellt. wh Wurzelhaar, l pilzfreie Epidermis, ihr zunächst die am dichtesten mit Pilzfäden erfüllten Zellen. z Zellkern, st zusammengesetzte Stärkekörner, f Fettkörper, my Pilzknäuel, sp Sphaerome des Pilzes mit granuliertem Inhalte. Vergr. 550.

Fig. 40. Medianer Längsschnitt durch eine dorsiventrale Scheitelpartie eines strangförmigen Prothalliums. v die vegetative, g die generative Prothalliumseite. wh Wurzelhaar, gh Geschlechtshaar, beide in Ausbildung begriffen. an junge in Entwicklung begriffene Antheridien, m Meristem der Scheitelzone. Vergr. 150.

Fig. 41. Junger Keim. F Fufs, IV Scheidewand zwischen Fufs- und Stengeletage, K Kotyledon, a Scheitelstelle, Et Embryoträger. Vergr. 150.

Fig. 42. Längsschnitt durch eine junge Keimpflanze mit anhaftendem Prothalliumteil. Bl Keimblatt, W 1 und W 2 Wurzelanlagen der Keimpflanze, Et Embryoträger. Fufs- und Stammetage sind deutlich abgegrenzt. m Meristem, dessen Wachstum eingestellt wurde. Die dunkelschraffierte Prothalliumpartie ist Pilzbehausung. Vergr. 20.

Fig. 43. Medianer Längsschnitt durch den Fufs und den Stammgrund der Keimpflanze. W 1 Anlage der ersten Wurzel, d Dermatogen derselben. Et Embryoträger mit sich vom Stammgrunde deutlich abgrenzendem Fufse. ar Archegonien, gh basale Teile von Geschlechtshaaren. Vergr. 100.

Fig. 44. Junge abwärts treibende Wurzelanlage einer Keimpflanze, i R innere Rinde, p Perikambium, u Endodermis. Vergr. 225.

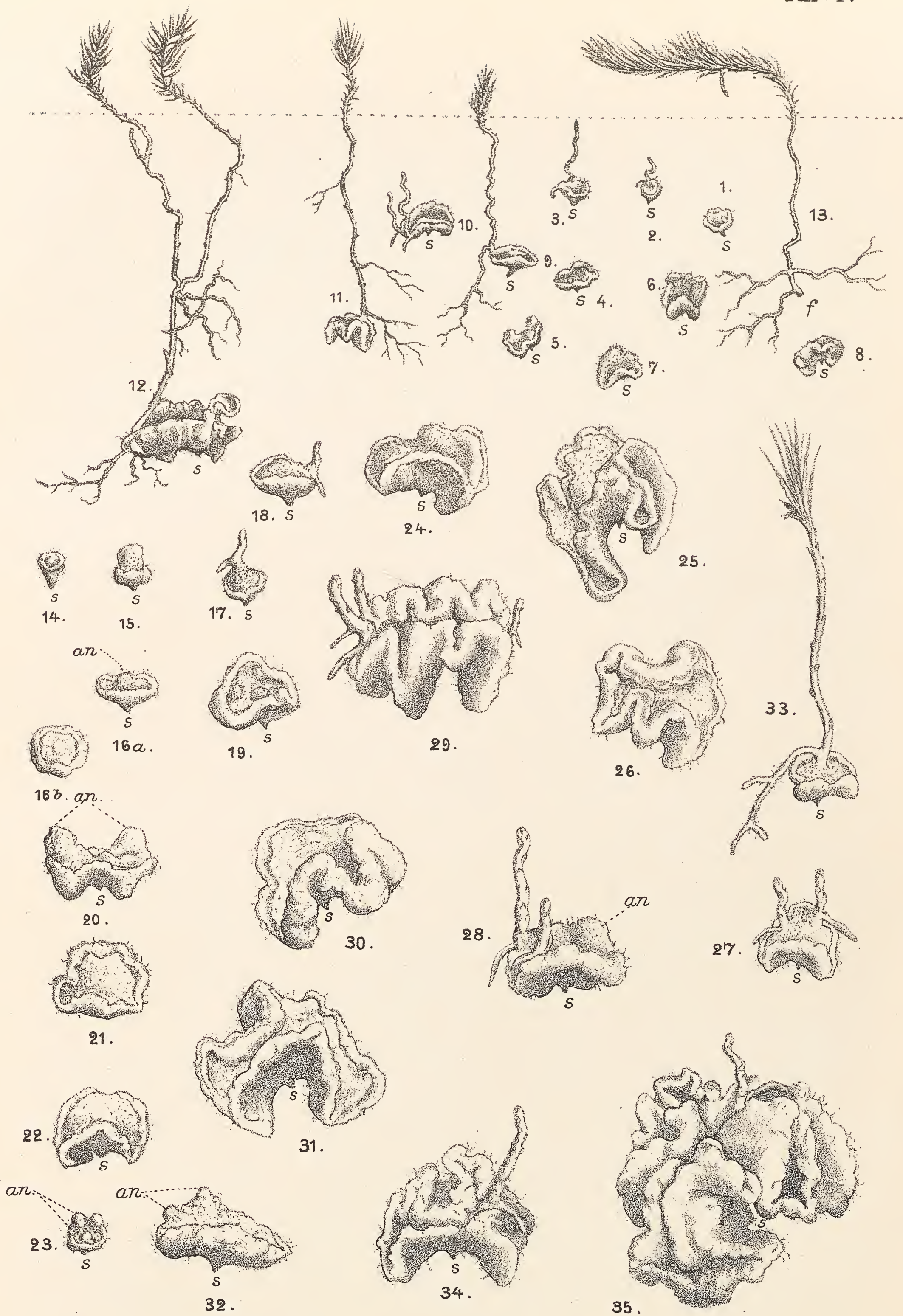
Fig. 45. Scheitel einer Keimpflanze von oben gesehen. *α* Scheitelinitiale, von der die zuletzt abgeteilten Segmente noch erkennbar sind. Vergr. 340.

Fig. 46 bis 48 stellen die Entwicklung einer Wurzelanlage von Lycopodium inundatum dar. Bl Blatt, W Wurzelanlage. kl Kalyptrogen, d Dermatogen, pb Periblem, pl Plerom. Vergr. 170.

Leider hat der Lithograph in Fig. 48 eine zart anzugebende, hypothetische Trennungslinie zwischen Plerom und Periblem zu derb aufgetragen, und nach einem Korrekturversuche ist dieselbe im Drucke noch stärker geworden.



Druck von Friedrich Andreas Perthes in Gotha.



Lycopodium clavatum L.

H. Bruchmann del. *J. Pfitzner, L. A., Gotha.* *E. Liebermann sc.*



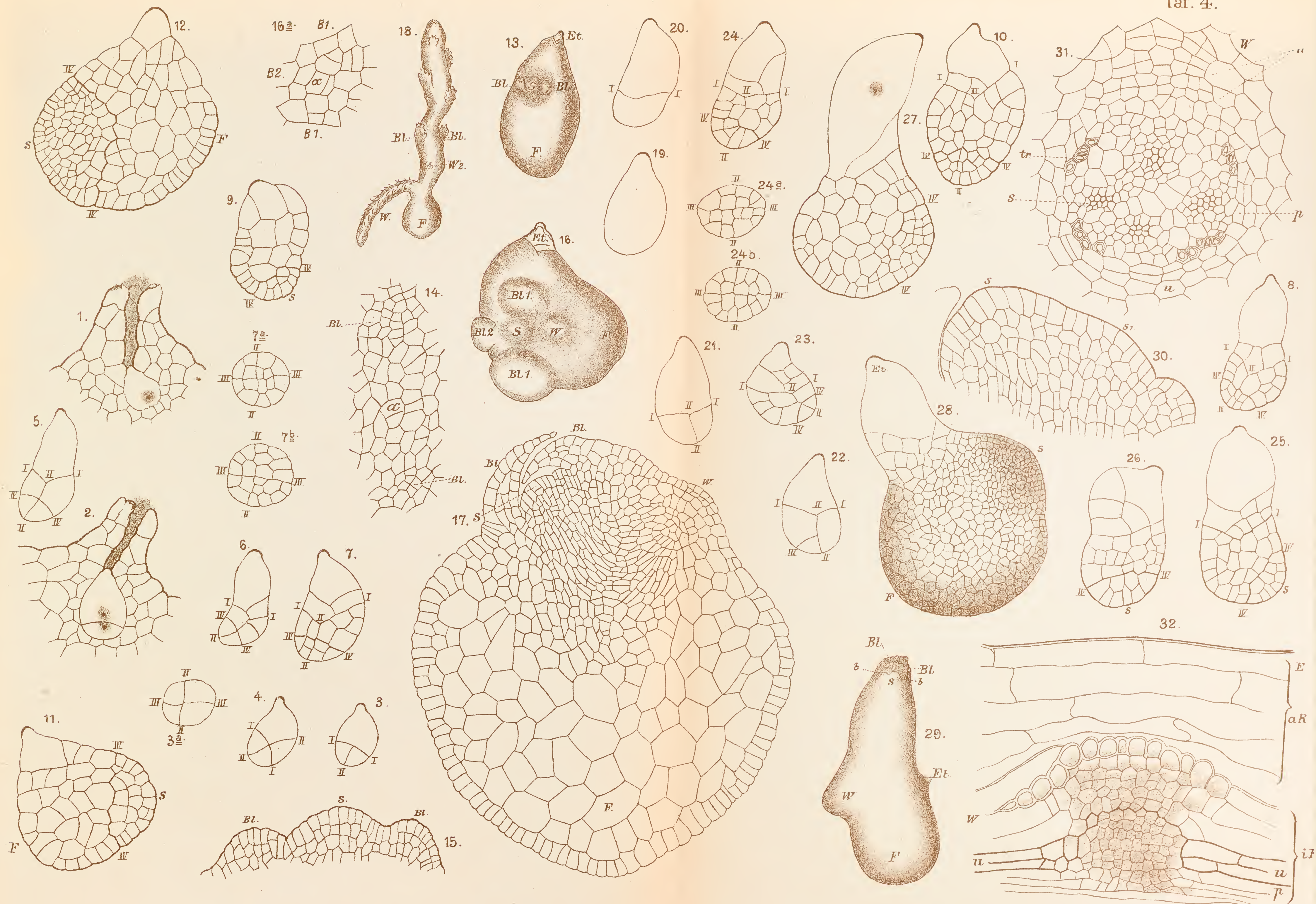
Lycopodium annotinum L.

H. Bruchmann del. *J. Pfitzner, L. A., Gotha.* *E. Liebermann sc.*

Lycopodium clavatum. L.

H. Bruchmann del.

J. Pfitzner Lith. Gotha



1-18, 31 u. 32 Lycopodium clavatum, 19-30 Lycopodium annotinum.

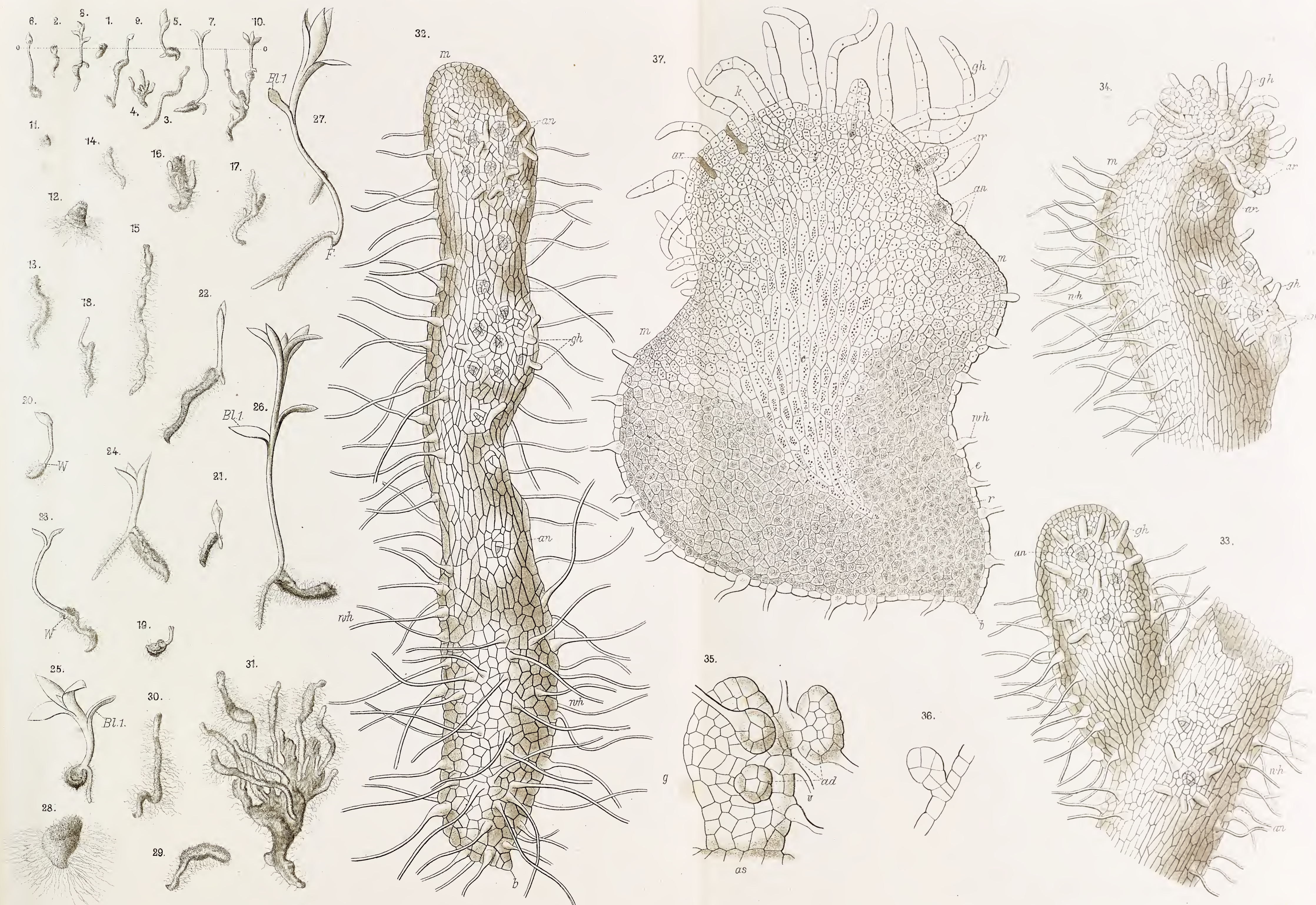
H. Bruchmann del.



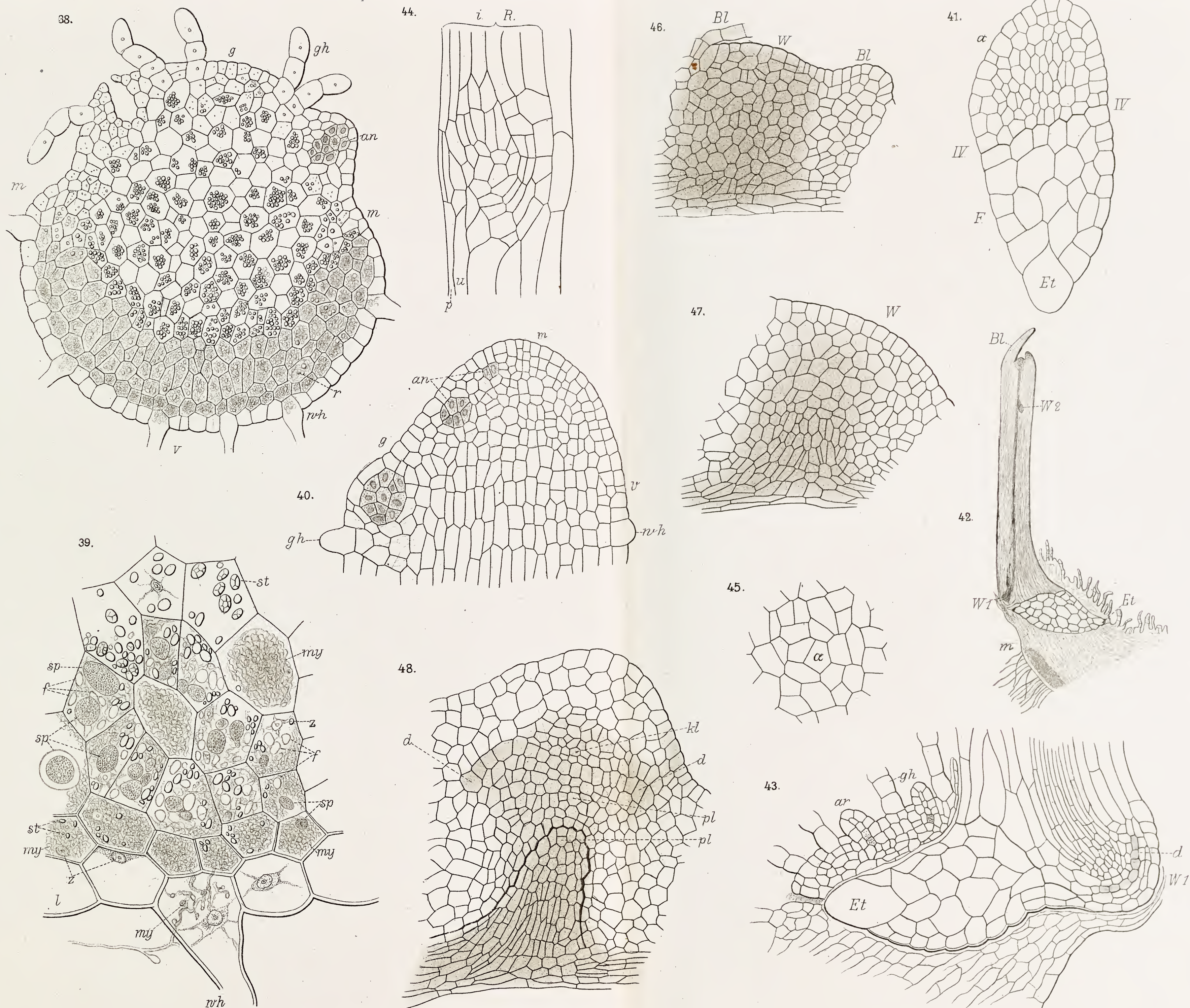
Lycopodium complanatum L.

H. Bruchmann del.

J. Pfitzner L.A. Gotha.



1–37 Lycopodium Selago L.



.38-45 Lycopodium Selago L., 46-48 L. inundatum L.

Lith. Anst. v. A. Giltsch Jena.

New York Botanical Garden Library
QL 14 .L9i B7 gen
Bruchmann, Helmut/Uber die Prothallien u
3 5185 00058 0959